

**Die Temperaturregulation
des Bienenvolkes
unter regeltheoretischen Gesichtspunkten**

Inauguraldissertation
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von
RICHARD WOHLGEMUTH
aus Erlangen



Druckort: Würzburg
Verleger: Springer-Verlag
1957

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen

Tag der mündlichen Prüfung: 20. 2. 1957

Dekan: Universitätsprofessor Dr. Th. Schneider

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Neuhaus

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. H. J. Stammer

Sonderdruck aus: Zeitschrift für vergleichende Physiologie,
Band 40, S. 119—161

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

DIE TEMPERATURREGULATION DES BIENENVOLKES UNTER REGELTHEORETISCHEN GESICHTSPUNKTEN*

Von

R. WOHLGEMUTH

Mit 30 Textabbildungen

(Eingegangen am 3. Mai 1957)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	119
B. Regeltheorie und ihre Anwendung auf biologische Objekte	120
1. Allgemeine Regeltheorie	120
2. Anwendung der Regeltheorie auf biologische Objekte	121
3. Methodik zur Untersuchung biologischer Regelkreise	122
C. Die Temperatur als Regelgröße bei den sozialen Insekten	123
D. Methodik	124
1. Anlage zur Temperaturmessung am Mehrwabenvolk	124
2. Anlage zur Feuchtemessung am Mehrwabenvolk	127
3. Anlage zur Temperaturmessung am Einwabenvolk	128
E. Versuche am Einwabenvolk	129
1. Regulation von Temperaturreizen	129
2. Balanceschwankungen	131
3. Sollwertverstellung	132
F. Versuche am Mehrwabenvolk	132
I. Wärmereize	133
1. Normale Regulation	133
2. Unvollkommene Regulation	140
II. Kühlreize	147
1. Regulation bei unbehinderter Lüftung	148
2. Regulation bei behinderter Lüftung	151
G. Die Temperaturregulation des Bienenvolkes als Gemeinschaftsleistung . .	154
Zusammenfassung	157
Literatur	158

A. Einleitung

Schon RÉAUMUR hat mit einem der ersten Thermometer Temperaturmessungen im Bienenvolk vorgenommen. Von größerem wissenschaftlichen Wert sind jedoch erst die Anfang dieses Jahrhunderts durchgeführten Untersuchungen von GATES (1914), PHILLIPPS und DEMUTH (1914). Die Arbeit von W. R. HESS (1926), vorwiegend über Temperaturmessungen am überwinternden Volk, zeichnet sich besonders durch ihre in

* Für die Anregung zu dieser Arbeit danke ich Herrn Prof. NEUHAUS, Herrn Prof. STAMMER für die Unterstützung durch Mittel des Institutes. Ferner danke ich Herrn Dr. BÖTTCHER, Bayerische Landesanstalt für Bienenzucht Erlangen, für den Arbeitsplatz an seinem Institut.

methodischer Hinsicht richtungsweisende Durchführung aus. Etwa gleichzeitig führte HIMMER umfangreiche Untersuchungen am brütenden und überwinterten Bienenvolk durch, die durch Untersuchungen über die Wärmeerzeugung von Bienen und Brut ergänzt wurden. Auf Grund mehrjähriger Messungen gibt er die durchschnittliche Brutnesttemperatur des Bienenvolkes mit $34,8^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,3^{\circ}\text{C}$) an. Als höchste Bruttemperatur wurden 36°C , als niedrigste $33,2^{\circ}\text{C}$ gemessen. Diese Abweichungen vom Mittelwert sind nur bei extrem hoher bzw. niedriger Außentemperatur zu beobachten. Die mitgeteilten Werte stimmen gut mit seiner Feststellung überein, daß sich die Brut nur zwischen 32 und 36°C normal entwickelt. Außerhalb dieses Vitalbereiches stirbt die Brut ab oder weist Verkrüppelungen, vorzugsweise der Flügel, auf (HIMMER 1932). BÜDEL gelang es, Karten über die Wärmeverteilung im Bienenkasten aufzustellen und die thermische Situation des Bienenvolkes im Wechsel der Jahreszeiten zu verfolgen. BÜDEL (1948c) stellte weiter fest, daß unter normalen Umständen der Wasserdampfgehalt der Beutenluft von den Bienen stets so reguliert wird, daß im Brutnest eine relative Feuchte von etwa 40% herrscht.

Vorwiegend mit dem Wasserbedarf des Volkes und den Maßnahmen der Bienen zur Kühlung überhitzter Brutnestteile befassen sich die Arbeiten LINDAUERS (1951, 1952, 1954). Bei experimenteller Erwärmung wird Wasser in dünnem Film auf den Waben verteilt. Durch „Rüsselschlagen“, das Ausziehen eines Wasserhäutchens zwischen Rüssel und dem unteren Mundfeld, wird zusätzlich Wasser verdunstet. Gleichzeitig wird am Flugloch und auf den Waben lebhaft gefächelt und so für eine ständige Lufterneuerung gesorgt.

In dieser Arbeit soll der Wärmehaushalt des brütenden Bienenvolkes unter den Gesichtspunkten der Regeltheorie untersucht werden.

B. Regeltheorie und ihre Anwendung auf biologische Objekte

1. Allgemeine Regeltheorie

Regulierung im Sinne der Regeltheorie bedeutet, daß bestimmte Größen (Regelgrößen) in bestimmten Gebieten (Regelstrecken) über beliebige Zeit konstant gehalten werden.

Zur Erfüllung dieser Aufgabe sind stets 2 Glieder notwendig:

1. Ein Meßglied, das die Abweichung des „Istwertes“ der Regelgröße vom eingestellten „Sollwert“ kontrolliert.
2. Ein Stellglied, das auf Grund der von der Meßeinrichtung gemeldeten Abweichung so auf die Regelstrecke einwirkt, daß der Sollwert wieder erreicht wird.

Die Korrekturen des Stellgliedes wirken, da sie den Istwert der Regelstrecke ändern, wieder auf das Meßglied zurück, wodurch ein geschlossener Wirkungskreis entsteht. Diese Kreisform ist eine Grundeigenschaft aller Reglereinrichtungen.

In jedem Regelkreis gibt es eine mehr oder weniger lange Laufzeit, die durch die Ansprechzeit seiner einzelnen Glieder hervorgerufen wird. Laufzeit nennt man

die Zeitspanne, die vergeht, bis die Auswirkung eines vom Fühler (= Meßglied) gegebenen Regelbefehles sich wieder am Fühler bemerkbar macht. Die Laufzeit wird daher auch als Kreisfrequenz (ω) bezeichnet.

Da ein Regelkreis ein schwingungsfähiges System ist, erfolgt die Einstellung des Istwertes nach einer Störung in Form einer Schwingungskurve. Je nach dem Verhältnis, in dem die Kreisfrequenz (ω) zur Dämpfung des Systems (δ) steht, ergibt sich eine charakteristische Kurvenform (Abb. 1). Bei fehlender Dämpfung ($\delta = 0$) schwingt der Sollwert dauernd in Form einer Sinuskurve (Abb. 1, Fig. 5), bei extrem hoher Dämpfung ($\delta = \infty$) erfolgt keine Annäherung des Istwertes an den Sollwert (Abb. 1, Fig. 1). Alle funktionsfähigen Regelkreise müssen eine Kurvenform haben, die zwischen diesen beiden Extrema liegt (Abb. 1, Fig. 2—4).

Das Integral über jede Kurve wird als Regelfläche bezeichnet. Sie ist bei gleicher Stärke der Störung ein Maß für den Grad und die Dauer der Abweichung vom Sollwert. Für die beste Regelkurve ist die Regelfläche ein Minimum. Dies

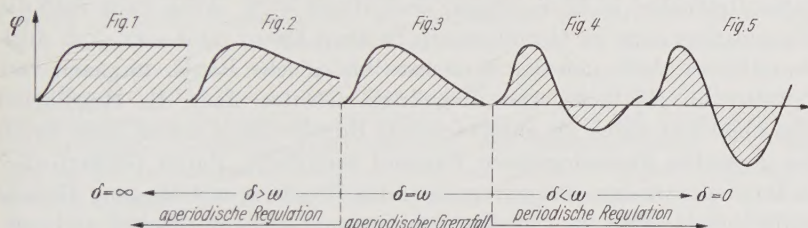


Abb. 1. Die Kurvenform des Ausschwingvorganges von Regelsystemen in Abhängigkeit vom Wert des Dämpfungsverhältnisses δ/ω (nach DRISCHL, verändert)

trifft zu, wenn Dämpfung und Kreisfrequenz so aufeinander abgestimmt sind ($\delta = \omega$), daß es trotz relativ großen Einflußgrades des Regelbefehles nicht zur Überpendelung kommt (aperiodischer Grenzfall, Abb. 1, Fig. 3). [DRISCHL (1952/53), OPPELT (1947), OLDENBURG und SATORIUS (1951)].

2. Anwendung der Regeltheorie auf biologische Objekte

Die Konstanz der Bedingungen im Inneren des Körpers gegenüber den Schwankungen in der Umwelt ist ein von jedem Organismus angestrebtes Ziel, weil erst dadurch eine dauernde optimale Abstimmung der einzelnen Stoffwechselvorgänge aufeinander möglich ist. Die Erscheinung der Konstanz der verschiedensten Faktoren (Körpertemperatur, Wasserstoffionenkonzentration, osmotischer Druck, Blutdruck, CO_2 -Gehalt des Blutes, Blutzuckerspiegel usw.) hat schon frühzeitig das Interesse der Forschung erregt, ebenso die Mittel, durch die sie auf der normalen Höhe gehalten werden.

Dagegen hat die Betrachtung unter dem Gesichtspunkt der Regeltheorie, die das zeitliche Zusammenwirken aller Einzelglieder erfaßt, erst in den letzten Jahren Eingang gefunden. Die Anregungen von seiten der Technik (SCHMIDT 1941, BÖHM 1951) wurden zuerst von der Medizin aufgegriffen, da besonders vegetative Störungen auf das Versagen der entsprechenden Regelkreise zurückzuführen sind (WAGNER 1949, 1954). Auch bietet die schon verhältnismäßig weit fortgeschrittene

histologische und physiologische Kenntnis des menschlichen Körpers am ehesten die Möglichkeit, Fühler, Leitungsbahnen, Regelzentren und Stellglieder zu lokalisieren und in ihrem Zusammenwirken zu untersuchen. Eine Zusammenfassung der bisherigen Forschungen bringt DRISCHEL (1952/53).

Der Gedanke, biologische Systeme nach den Gesichtspunkten der Regeltheorie zu erfassen, hat etwas Bestechendes, und unleugbar hat in der Medizin diese Methode schon zu beachtlichen Resultaten geführt, da sie in der Lage ist, einer Unzahl von Einzelbeobachtungen einen einheitlichen Hintergrund zu geben. Andererseits fragt es sich, ob durch die aus der Technik stammenden Begriffe das bei weitem kompliziertere biologische Geschehen nicht unzulässig vereinfacht wird. Auch wenn man die Übereinstimmung im Grundprinzip bejahen kann, muß man sich doch bewußt sein, daß auch der einfachste biologische Regler ungleich verwickelter als ein technischer Regelkreis arbeitet, denn die Regulation wird nicht nur durch die entsprechende Regelgröße, sondern auch durch den gesamten physiologischen Zustand beeinflußt, durch Größen also, die ihrerseits wieder einer entsprechenden Regelung unterliegen. Daraus ergibt sich das Bild einer großen Zahl ineinandergeschachtelter und miteinander vermaschter Regelkreise. Sie alle wirken auf den gerade zu untersuchenden Regelkreis im Sinne einer Steuerung ein. Durch das Zusammenspiel verschiedener Regelkreise, wie es im Organismus vorliegt, wird das System zwar ungewöhnlich kompliziert und schwer analysierbar, ein grundsätzlicher Unterschied gegenüber Regelsystemen der Technik ist jedoch nicht gegeben.

Wohl aber findet sich dieser prinzipielle Unterschied in der Festsetzung des Sollwertes. Jedem technischen Regelsystem wird der einzuhaltende Sollwert durch den Menschen, d. h. von außen bestimmt. Dagegen gibt sich das biologische Regelsystem seinen Sollwert selbst, und es kann ihn dementsprechend auch je nach den Bedürfnissen ändern.

3. Methodik zur Untersuchung biologischer Regelkreise

Während der Techniker die Konstanten der einzelnen Regelkreisglieder bestimmt und so das Gesamtverhalten des Regelkreises ermitteln kann, läßt sich am biologischen Objekt dieser Weg nicht beschreiten, da die Konstanten der Regelkreisglieder nicht einwandfrei gemessen werden können. Man übt daher auf das zu untersuchende Regelsystem eine entsprechende Störung aus und registriert die Auslenkung der Regelgröße. Die Störung wird möglichst plötzlich ausgeführt und für einige Zeit auf dieser Höhe gehalten. Dieser Störstoß bietet für die Ausdeutung besonders einfache Verhältnisse. Aus der Kurve des durch die Störung hervorgerufenen Verlaufes der Regelgröße kann die Zahl der

Regelkreisglieder bestimmt und können deren Konstanten berechnet werden.

C. Die Temperatur als Regelgröße bei den sozialen Insekten

Das Bienenvolk ist außer Vögeln und Säugern der einzige „Organismus“, der es zu einer wirklichen Wärmeregulation gebracht hat. Auch die anderen staatenbildenden Insekten zeigen nur Vorstufen dazu.

Bei Termiten kann man von einer eigentlichen Regulation nicht sprechen. Durch Anlage der Hügel (australische Kompaßnester) und den Bau von Luftschächten wird für eine möglichst günstige Temperatur in den Nestern gesorgt. Die Brut wird in die jeweils optimalen Bezirke getragen, und die Termiten weichen so der Regulationsaufgabe aus.

Auch bei den Ameisen wird mit der Anlage von Nestern als Kuppelbau (Ausnutzung des steilen Sonneneinfalles auf die Seite der Kuppel) oder unter einem Stein (dient durch rasche Erwärmung bei Sonnenschein als Wärmeantenne) eine Erwärmung des Nestes über die Bodentemperatur erreicht (STEINER 1929). Als echte Regulationstätigkeit ist das Öffnen und Schließen von Luftschächten je nach den herrschenden Bedingungen anzusehen, wodurch aktiv auf Temperatur und Luftfeuchtigkeit (GÖSSWALD 1941) eingewirkt wird (STEINER 1930b). Doch liegt auch bei den Ameisen das Schwergewicht auf dem Transport der Brut in die augenblicklich günstigsten Nestteile (EIDMANN 1942). Eine Wärmeproduktion über das durch die Tätigkeit der Arbeiterinnen bedingte Maß hinaus erfolgt nicht (STEINER 1924).

Den Wespen und Bienen ist die Möglichkeit des Bruttransportes durch das Festlegen der Larven in Zellen verschlossen. Sie sind daher nicht in der Lage, dem Zwang der Regulation auszuweichen.

Bei *Polistes* fehlt eine chemische Regulation. Die Erwärmung wird durch günstige Lage des Nestes an besonnten Ost und Südost exponierten Stellen erreicht (WEYRAUCH 1928). Gut ausgebildet ist dagegen die physikalische Regulation, die eine Überhitzung des Nestes verhindert (WEYRAUCH 1936, STEINER 1930a).

Bei den sozialen Faltenwespen ermöglicht die Wärmeisolierung des Nestes und die große Volksstärke eine chemische Regulation durch zusätzliche Wärmeproduktion (HIMMER 1925). Die Bruttemperatur wird so auf einem relativ hohen Niveau ($\sim 30^\circ$) gehalten und macht die Schwankungen der Außentemperatur nur stark abgeschwächt mit. Auch die physikalische Regulation durch Fächeln und Wasserverdunstung ist gut ausgebildet (HIMMER 1931, WEYRAUCH 1936).

In einem Bienenvolk bilden poikilotherme Einzelwesen einen homoiothermen „Organismus höherer Ordnung“. Die Homoiothermie ist an das Vorhandensein von Brut gebunden und auf das Brutnest beschränkt. Nach den Untersuchungen von HIMMER (1927a) ist zwar eine regulierende Tätigkeit der Larven angedeutet, doch ist sie so gering, daß sie für den Gesamtvorgang bedeutungslos sein dürfte. Passiv ist die Brut durch ihre große Wärmekapazität sicher für die Temperaturkonstanz wesentlich, wirkt also in regeltheoretischer Hinsicht als Dämpfungsglied, das aperiodischen Kurvenverlauf begünstigt.

Im Gegensatz zu einem homoiothermen Einzelwesen fehlt dem Bienenstaat das koordinierende Zentrum. Es fragt sich, wie dennoch ein

gemeinsames, zielgerichtetes Handeln möglich ist und es nicht zum „Gegeneinanderregeln“ verschiedener Brutnestbezirke kommt.

Weiter soll das Zusammenspiel der Wärmeregulation mit der Konstanz der relativen Feuchte untersucht werden. BÜDEL (1948c) stellt einen auffallend gleichmäßigen Verlauf der relativen Feuchte im Brutnest fest. Er nimmt an, daß die Regelung der relativen Feuchte für das Bienenvolk wesentlicher ist als die Konstanz der Temperatur. Da die relative Feuchte von der Temperatur abhängig ist, liegt ein Überschneiden zweier Regelkreise vor. Dabei sind durchaus Situationen denkbar, bei denen die Konstanz beider Regelgrößen entgegengesetzte Maßnahmen erfordert (z. B. Temperaturerhöhung bei gleichzeitiger Erhöhung der relativen Feuchte). Das Verhalten der Bienen in solchen Fällen dürfte einen Schluß auf die biologische Bedeutung der beiden Regelgrößen für das Volk zulassen.

Es erscheint nicht sinnvoll, die mathematische Analyse der Regelkurven weiter zu treiben als sich hierfür eine biologische Erklärungsmöglichkeit bietet. Das Ziel der Arbeit in dieser Richtung ist also nur zu untersuchen, ob die erhaltenen Kurven im Sinne der Regeltheorie zu deuten sind und, wenn dieses der Fall ist, die Güte der Regulation zu beurteilen.

D. Methodik

1. Anlage zur Temperaturmessung am Mehrwabenvolk

Registrierteil der Apparatur. Der Versuchskasten enthält 9 Waben in Zandermaß (40 × 20 cm), die von links nach rechts mit I bis IX durchnummeriert sind. In die Waben I, III, V, VII und IX sind je 7 Thermoelemente in Stellung 1, in die Waben II, IV, VI und VIII je 8 Thermoelemente in Stellung 2 eingesetzt (Abb. 2). Durch diese Anordnung sind die 67 Meßstellen gegeneinander versetzt, so daß der Gesamtkasten mit einem gleichmäßig dichten System von Meßpunkten durchsetzt ist.

Es werden Kupfer-Konstantan-Thermoelemente verwendet. Um die erforderliche Isolierung zu gewährleisten, sind die Drähte in der aus Abb. 7, S. 128 ersichtlichen Anordnung räumlich getrennt geführt. Das erweist sich als nötig, da die Isolierschicht schon nach kurzer Zeit von den Bienen zernagt ist. Am hinteren Ende des Rähmchenträgers werden Kupfer- und Konstantandrähte getrennt in 2 Isolierschläuchen aus der Beute herausgeleitet. Die Kupferdrähte der einzelnen Thermoelemente laufen zu einer an der Rückseite des Kastens angebrachten Schalttafel (S) (Abb. 3) mit 70 Steckbuchsen. Über diese können die gewünschten Thermoelemente mit dem Verteiler (V) verbunden werden, über den gleichzeitig bis zu 30 Meßstellen an den Schreiber angeschlossen werden können.

Der Verteiler (V) besteht aus einer Platte, in die am Rande in gleichem Abstand 30 mit Quecksilber gefüllte Glasnäpfchen (Q) (4 mm $\varnothing$) eingelassen sind. In das Quecksilber taucht das amalgamierte Ende des von der Schalttafel kommenden Kupferdrahtes ein. Von einem Kupfering gehen strahlenförmig Bronzekontaktfedern (Bk) aus. An ihren Enden sind kurze amalgamierte Kupferdrähte angelötet. Über den Kontaktfedern läuft, von einem Synchronmotor (M) getrieben, eine Scheibe mit einem Nocken (N) um, der nacheinander die Kontaktfedern herabdrückt, so daß die Kupferdrähte in das Quecksilber eintauchen und der betreffende

Stromkreis geschlossen wird. Durch den Synchronmotor wird eine gleichmäßige Umlaufzeit von 6 min gesichert. Jeder der 30 Stromkreise zum Schreiber ist bei einem Umlauf 12 sec lang geschlossen. Von dem Kupferring läuft eine Kupferlitze zur Kaltlötstelle (*Kl*), welche durch die aus Abb. 3 ersichtliche Anordnung auf sehr gleichmäßiger Temperatur gehalten wird. Der von der Kaltlötstelle ausgehende Konstantendraht ist mit den Konstantandrähten der Thermolemente verlötet. Zwischengeschaltet ist noch ein Konstantan-Regelwiderstand (*W*), mit dem die Schwingungswerte des Galvanometers (*Gal*) verändert werden kann.

Der Schreiber besteht aus einem Galvanometer in einem lichtdichten Kasten, an den ein Photokymographion angeschlossen ist. Von der Lichtquelle (*L*) fällt durch 2 Lochblenden ein feiner Lichtstrahl auf einen Spiegel (*Sp*), von dem er auf den Galvanometerspiegel (*G.Sp*) geworfen wird und von dort auf das Photopapier (*P*). Eine elektromagnetische, über die Nockenscheibe des Verteilers gesteuerte Blende (*Bl*) unterbricht 4 sec lang, jeweils während des Einpendelns des Galvanometers, den Lichtstrahl. In die Verteilerscheibe können kleine Segmente (*Seg*) eingesetzt werden, die das

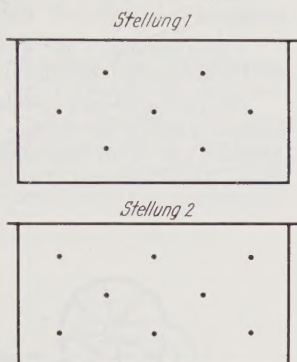


Abb. 2. Stellung der Thermolemente auf der Wabenfläche

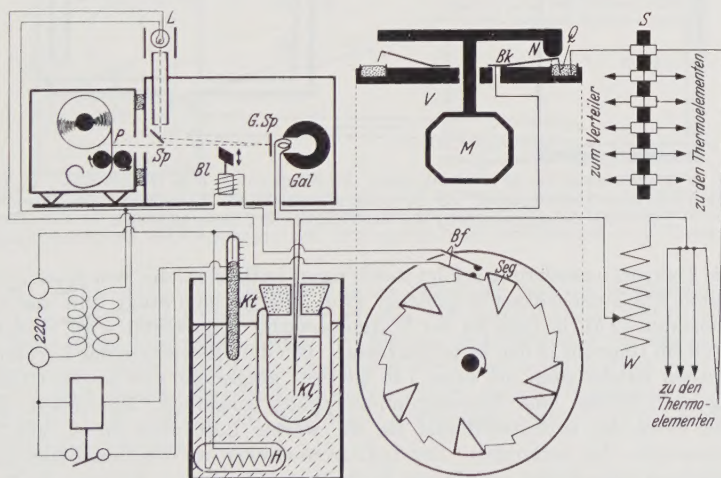


Abb. 3. Registrierteil der Apparatur. *Bf* Kontaktfedern des Blendenkreises; *Bk* Kontaktfeder des Thermolementkreises; *Bl* Blende; *Gal* Galvanometer; *GSp* Galvanometerspiegel; *H* Heizer; *Kl* Kaltlötstelle; *Kt* Kontaktthermometer; *L* Lampe; *M* Motor; *N* Nocken; *P* Registrierpapier; *Q* Quecksilberkontakt; *S* Schalttafel; *Seg* Segment; *Sp* Spiegel; *V* Verteiler; *W* Konstantan-Regelwiderstand

Öffnen des Blendenstromkreises verhindern, wenn der zugeordnete Thermometerstromkreis des Verteilers während eines Versuches nicht benutzt wird.

Die Thermolemente wurden nach vollständigem Zusammenbau der Apparatur geeicht. Innerhalb eines Bereiches von 5° C beiderseits der Bezugstemperatur ist

eine Meßgenauigkeit auf $0,1^{\circ}\text{C}$ gesichert. Die Bezugstemperatur wird daher so gewählt, daß sie etwa in der Mitte des zu erwartenden Meßbereiches liegt.

Als Photopapier werden 15 m-Rollen Agfa-Bromsilber-Registrierpapier (120 mm breit) verwendet.

Versuchsanlage I für Temperaturreize. Bei dieser Anlage (Abb. 4) dient Luft als Übertragungsmedium für den Reiz.

Die Versuchsbeute besteht aus einem äußeren Kasten aus Holz (*Ak*) und einem inneren (*Ik*) aus Holzleisten mit Glaswänden. Beide Kästen haben ringsum einen Abstand von 3 cm und umschließen einen als Zwischenkasten (*Zk*) bezeichneten Raum. Der Flugkanal (*Fk*) hat eine lichte Höhe von 1 cm und eine Breite von 7 cm.

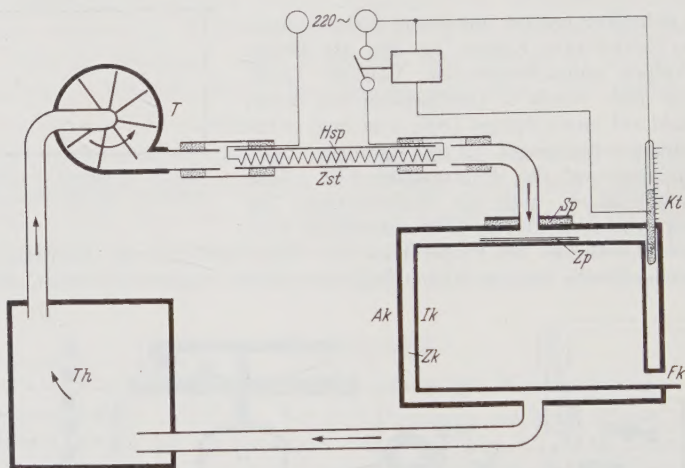


Abb. 4. Versuchsanlage I. *Ak* Außenkasten; *Fk* Flugkanal; *Hsp* Heizspirale; *Ik* Innenkasten; *Kt* Kontaktthermometer; *Sp* Schaumgummipolster; *T* Turbine; *Th* Thermostat; *Zk* Zwischenkasten; *Zp* Papierlagen; *Zst* Zwischenstück

Die Temperaturänderung erfolgt durch einen Luftstrom, der von einer Turbine (*T*) durch den Zwischenkasten geblasen wird. Die Turbine saugt Luft aus einem Thermostaten (*Th*), in dem sie für Wärmeversuche vorgewärmt wird, und bläst sie durch ein Glasrohr in den Zwischenkasten. Um die Vibrationen der Turbine von den Bienen fernzuhalten, ist diese 7 m entfernt aufgestellt und in die Glasrohrleitung an 5 Stellen eine Schaumgummikupplung eingefügt. Eine lokale Überhitzung unter der Eintrittsöffnung für die warme Luft wird durch eine Lage Zeitungspapier (*Zp*) verhindert. Der Luftstrom streicht an den Seitenwänden des Innenkastens entlang und verläßt den Außenkasten durch eine Bohrung im Boden. Durch Glasrohre wird er in den Thermostaten zurückgeleitet.

Da die vom Thermostaten gelieferte Wärmemenge für eine schnelle Temperaturerhöhung nicht ausreicht, ist in das Zwischenstück des zuleitenden Glasrohres (*Zst*) eine 500 Watt-Heizspirale (*Hsp*) eingesetzt. Diese wird über ein Regelthermometer (*Kt*) geschaltet, das mit seiner Meßstelle in den Zwischenkasten ragt. An ihm kann die gewünschte Reiztemperatur eingestellt werden.

Versuchsanlage II für Temperaturreize. Für die Kühlversuche reichte das Kälteaggregat des Thermostaten nicht aus. Es wurde daher in einer neuen Anlage (Abb. 5) Wasser als Übertragungsmedium verwendet.

Die Versuchsbeute besteht aus zwei ineinandergestellten Blechkästen (*Ik*, *Ak*), von denen der äußere (*Ak*) durch eine Verschalung isoliert ist. Der Abstand zwischen Innen- und Außenkasten beträgt auf allen Seiten 2 cm.

Auf den Deckel des Innenkastens sind gleichmäßig verteilt 5 Luftschächte (*Lsch*) von 1,5 cm Durchmesser aufgelötet. Durch Bohrungen im Deckel des Außenkastens ragen sie ins Freie. Die Schächte können mit Gummistopfen verschlossen werden. Ein eingelötetes Gitter hindert die Bienen am Verlassen des Kastens.

Das Wasser wird in einem Thermostaten (*Th*) in Vorrat gehalten. Von dort fließt es mit Gefälle in den Zwischenkasten. In Verbindung mit einem Kontaktthermometer (*Kt*) im Zwischenkasten wird der Zufluß durch ein elektromagnetisch gesteuertes Kugelventil (*V*) geregelt. Auf dem Thermometer wird die gewünschte

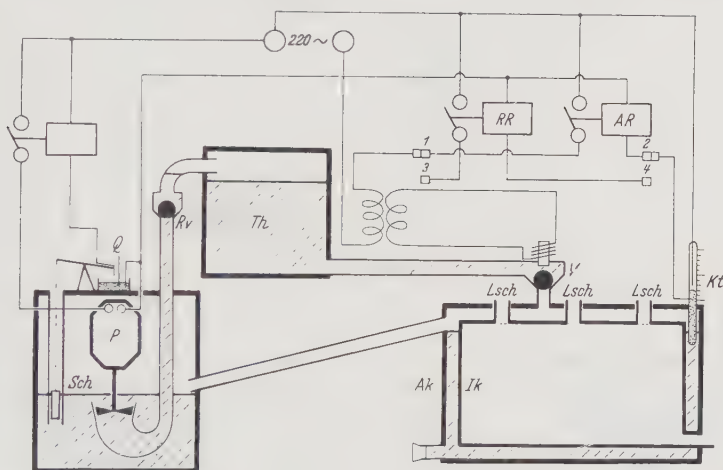


Abb. 5. Versuchsanlage II. *Ak* Außenkasten; *AR* Arbeitsstromrelais; *Ik* Innenkasten; *Kt* Kontaktthermometer; *Lsch* Luftschacht; *P* Pumpenmotor; *Q* Quecksilberkontakt; *RR* Ruhestromrelais; *Rv* Rückflußventil; *Sch* Schwimmer; *Th* Thermostat; *V* Kugelventil

Reiztemperatur eingestellt. Durch wahlweise Schaltung über ein Ruhestromrelais (*RR*) (Kontakte 3 und 4 für Wärmereize) oder Arbeitsstromrelais (*AR*) (Kontakte 1 und 2 für Kältereize) ist die Anlage für Wärme- und Kältereize verwendbar.

Das Wasser fließt durch einen Überlauf in ein Pumpengefäß (*P*) ab, von wo es durch eine Motorpumpe über ein Rücklaufventil (*Rv*) in den Thermostaten zurückbefördert wird. Der Motor wird über einen Schwimmer (*Sch*) durch die Höhe des Wasserstandes gesteuert.

2. Anlage zur Feuchtemessung am Mehrwabenvolk

Es werden Elektropsychrometer (Abb. 6) verwendet. Sie haben den Vorteil, daß sie wenig Platz einnehmen und eine geringe Menge von Meßluft (30 ml) verbrauchen.

Von den beiden Thermoelementen ist das eine mit einem feuchten Wollfaden (*F*) umspinnen, der aus einem Vorratsgefäß (*V*) das verdunstende Wasser (Aqua dest.) nachsaugt. Er ist in einer Glaskapillare (*G*) geführt. Nur wenige Millimeter neben dieser Feuchtmeßstelle liegt ein zweites, freies Thermoelement (Trockenmeßstelle, *T*). Auf die Spitze der Glaskapillare ist ein kurzer Polyvinylzylinder (*Sz*) aufgesetzt,

der den Bienen den Zugang zur Meßstelle verwehrt. Die Temperaturdifferenz beider Meßstellen ist abhängig von der relativen Feuchte. Durch einen Schlauch (*S*) wird an der Feuchtmeßstelle Luft abgesaugt. An einem Rotameter (*R*) wird die Luftmenge (3 ml/sec) kontrolliert.

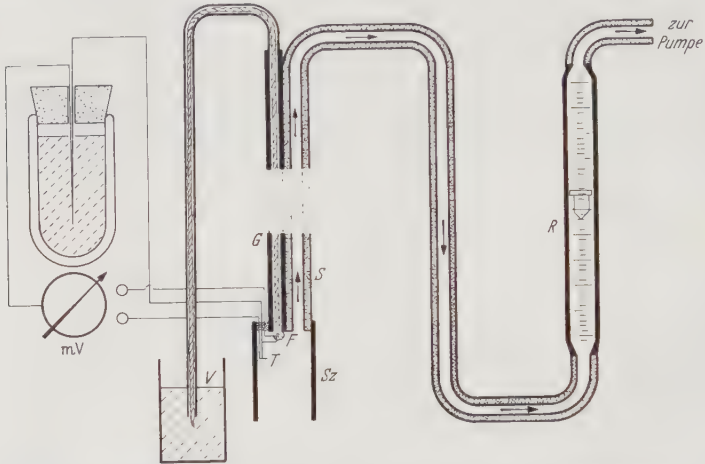


Abb. 6. Anlage zur Messung der Feuchte. *F* Feuchtmeßstelle; *G* Glaskapillare; *R* Rotameter; *S* Gummischlauch; *Sz* Schutzzyylinder; *T* Trockenmeßstelle; *V* Vorratsgefäß

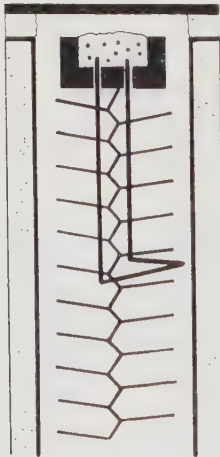


Abb. 7. Querschnitt durch den Einwaberkasten

Die Psychrometer werden durch die Luftschächte (Abb. 5, *Lsch*) des Innenkastens in eine Wabengasse eingeführt. Gleichzeitig werden bis zu drei Psychrometer verwendet. Abgelesen wird alle 5 min, manchmal auch häufiger. Nach Ablesen der Trockenmeßstelle wird die Pumpe eingeschaltet und nach 10 sec Einstellzeit die Feuchtmeßstelle abgelesen. Die Meßgenauigkeit beträgt $\pm 2\%$. Eine höhere Genauigkeit läßt sich erzielen, wenn man mehr Meßluft durchsaugt. Für die Fragestellung ist dieser Wert jedoch ausreichend.

Während der Meßpausen erfolgt praktisch keine Verdunstung von der Feuchtmeßstelle, da die Luft im Schutzzyylinder schon nach wenigen Sekunden gesättigt ist und die Diffusion in die Beute sehr langsam verläuft. Eine Veränderung der Feuchtigkeitsverhältnisse im Kasten durch die Meßstellen ist mit Sicherheit ausgeschlossen.

3. Anlage zur Temperaturmessung am Einwabenvolk

Eine Zanderwabe mit 7 Thermoelementen in Stellung 1 (s. S. 125, Abb. 2) steht in einem oben offenen wärmeisolierten Blechtrög ($44 \times 24 \times 4$ cm), der mit einem schaumgummi-gedichteten Deckel verschlossen ist. Dieser läßt vorn einen Spalt frei, durch den die Bienen fliegen.

Nach einigen Messungen zur Ermittlung der thermischen Situation des Volkes wird die Isolierung abgenommen und das Volk in ein Wasserbad der gewünschten

Reiztemperatur getaucht, in dem es 5 min verbleibt. Dann wird es herausgenommen und die Verpackung wieder angelegt. Die Ablesung erfolgt mindestens alle 60, bei den meisten Versuchen alle 30 sec.

Die im Brutnestbereich gefundenen Temperaturen entsprechen nicht der Brutnesttemperatur, da die Meßstellen durch die aus Abb. 7 ersichtliche Anordnung zwischen der Wabe und der Kastenwand stehen. Die Meßwerte liegen daher niedriger; sie werden als „Brutflächentemperatur“ bezeichnet.

E. Versuche am Einwabenvolk

1. Regulierung von Temperaturreizen

Der Nachweis, daß die Einstellung des Sollwertes nach einer Abweichung im Sinne der Regeltheorie erfolgt, ist am eindeutigsten zu erbringen, wenn es gelingt, einen periodischen Kurvenverlauf zu erzielen. Eine aperiodische Annäherung entspricht allgemeiner Erwartung, wohingegen periodische Einpendelung einer Erklärung bedarf, die von der Regeltheorie gegeben wird.

Ein periodischer Kurvenverlauf wird begünstigt durch geringe Dämpfung des Systems. Es wurde daher ein für die eine Wabe starkes Volk verwendet, d. h. der Einflußgrad des Regelbefehles groß gemacht. Auch fällt die dämpfende Wirkung der Nachbarwaben weg. Die Blechwände der Einwabenbeute sind wegen ihrer geringen Wärmekapazität zu vernachlässigen.

Ein weiterer wesentlicher Vorteil der Einwabenbeute ist, daß die Reiztemperatur augenblicklich und in voller Stärke auf alle Teile des Bienensitzes wirkt.

Bei dem ungünstigen Verhältnis von Volumen zu Oberfläche ist nicht zu erwarten, daß es den Bienen bei auch nur einigermaßen starken Reizen gelingen könnte, die Bruttemperatur zu halten. Es wurde daher nicht der Temperaturverlauf während des 5 min dauernden Reizes ausgewertet, sondern das Einschwingen auf die Normaltemperatur nach dem Reiz.

Die Annäherung an den Sollwert erfolgt an den einzelnen Meßpunkten je nach ihrer Lage verschieden. Als Beispiel V_{66} (V -- Versuch), Abb. 8: Der Brutnestbereich (K_1) zeigt deutlich periodischen Verlauf mit mehrfacher Überpendelung des Sollwertes ($\omega > \delta$). In den hinteren

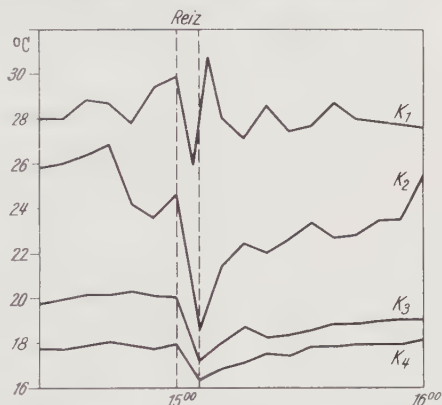


Abb. 8. Einstellen der Normaltemperatur nach einem 14°C -Kühlreiz von 5 min Dauer (V_{66} , 26. 6. 56; bedeckt, zeitweilig heiter, Lufttemperatur 16°C , relative Feuchte 80 %; Flug mäßig bis lebhaft)

und unteren Wabenbezirken wird dagegen die Ausgangstemperatur allmählich wieder erreicht (K_4). Der Kurvenverlauf ist deutlich überaperiodisch gedämpft ($\omega < \delta$). Dazwischen gibt es verschiedene Übergänge (K_2, K_3).

Daraus geht hervor, daß das Bienenvolk einschließlich Brut und Wabenbau kein einfaches Regelsystem ist, sondern von außen nach innen in mehrfacher Hinsicht sich kontinuierlich ändert. Die gemessenen

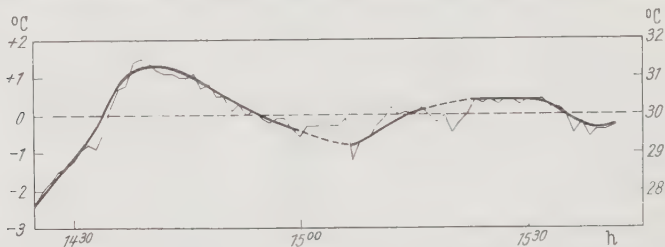


Abb. 9. Einpendelung nach einem 14° C-Kühlreiz von 5 min Dauer (V_{68} , 27. 6. 56; dunstig, Lufttemperatur 17° C, relative Feuchte 75 %; Flug lebhaft)

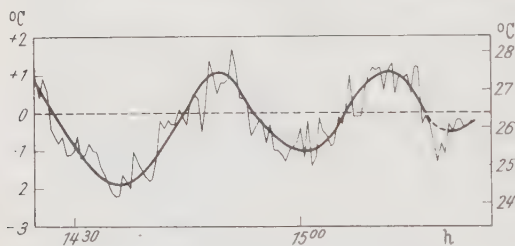


Abb. 10

Abb. 10. Einpendelung nach einem 20° C-Wärmereiz von 5 min Dauer (V_{72} , 29. 6. 56; trübe, Lufttemperatur 14° C, relative Feuchte 95 %; schwacher Flug, zeitweilig eingestellt)

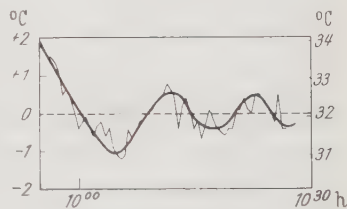


Abb. 11

Abb. 11. Einpendelung nach einem 38° C-Wärmereiz von 5 min Dauer (V_{73} , 30. 6. 56; heiter, Lufttemperatur 12° C, relative Feuchte 80 %; Flug lebhaft)

Kurven (Abb. 8) entstammen kennzeichnenden Bereichen des Gesamtsystems. In den Zwischenbereichen geht die eine Kurvenform allmählich in die andere Kurvenform über. Die Erklärung für diese Erscheinung ergibt sich daraus, daß von außen nach innen die Bienenzahl je Wärmekapazitätseinheit zunimmt und damit der Einflußgrad ihrer Wärmeproduktion auf die Temperaturregulation. Wie auf S. 121 angedeutet, ist deswegen in der Brutnestmitte ein Pendeln gemäß Abb. 1, Fig. 4 am wahrscheinlichsten, während für den Brutnestrand ein Verhalten gemäß Abb. 1, Fig. 2 zu erwarten ist.

Einige Regelkurven der Brutnestmitte zeigen die Abb. 9—11. Der unruhige Verlauf der empirischen Kurven kann auf lokale Ereignisse in der Umgebung der Meßstelle zurückgeführt werden. An Stellen an denen die empirischen Werte stärker von dem zu erwartenden Kurven-

verlauf abweichen, ist dieser unterbrochen gezeichnet. Jede der Kurven entspricht dem Bild einer gedämpften Schwingung (Dauer der aufeinanderfolgenden Schwingungen gleich, Abnahme der Amplituden entsprechend einer Exponentialfunktion), so daß eine mathematische Auswertung der Einzelkurven durchgeführt werden konnte.

2. Balanceschwankungen

Grundsätzlich ist ein Regelkreis ein labiles System, bei dem der Istwert um den Sollwert schwankt, was durch Laufzeiten im Regelkreis und Reizschwellen der Einzelglieder bedingt ist.

Ein Beispiel für dieses Verhalten eines Reglers ist ein Radfahrer, der auch die Gleichgewichtslage nicht ideal einhält, sondern durch dauernde

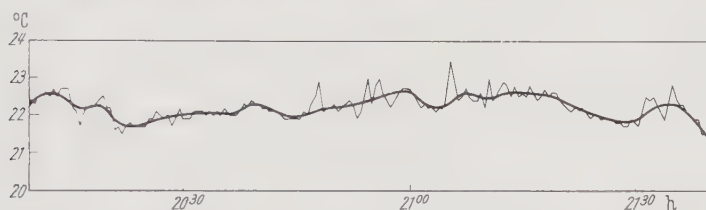


Abb. 12. Schwankungen der Temperatur um die Mittellage (V_{72} , 29. 6. 56; trübe, Lufttemperatur 14 °C, relative Feuchte 90 %)

Lenkkorrekturen um die Mittellage pendelt. Diese Pendelungen sind jeder Fahrradspur anzusehen. Die Pendelungen werden um so schwächer, je schneller die Fahrt ist, da durch die steigende Kreiselwirkung der Räder bei höherer Geschwindigkeit die Trägheit des Systems wächst. Proportional wächst auch die Dämpfung gegenüber Störungen (Seitenwind, Bewegungen des Fahrers usw.). Die Spur eines schnell fahrenden Motorrades ist daher praktisch gerade.

Die geringe Dämpfung der Temperaturkurven im Brutnest läßt erwarten, daß sich auch unter normalen Verhältnissen Schwankungen um den Sollwert beobachten lassen.

Bei den am Tage durchgeführten Messungen ist die Streuung der Einzelwerte infolge der Störungen durch die Tätigkeit der Bienen so groß, daß der zugrunde liegende Temperaturverlauf nur schwer zu verfolgen ist. Dagegen sind nachts die Pendelungen um die Mittellage viel deutlicher zu erkennen (Abb. 12).

Einen entsprechenden Fall sieht WAGNER (1949, 1954) in den Traube-Heringschen Blutdruckwellen (CRONE 1932). Sie werden von ihm als Balanceschwankungen einer unvollkommenen Reglerwirkung des Vasomotorenzentrums gedeutet.

3. Sollwertverstellung

In den Nächten des extrem kühlen Junis 1956 sank die Brutflächentemperatur im Einwabenvolk stark ab (bis auf 22—23° C), um bei gutem Flugwetter am Tage bis auf 32° C anzusteigen. Der Anstieg erfolgte nicht allmählich, sondern in deutlich abgesetzten Stufen, die den Eindruck einer Sollwertverstellung machen.

Regeltheoretisch ist eine Sollwertverstellung die Änderung des Nullpunktes des Fühlers. Der alte Sollwert wirkt daher als Regelabweichung, und die Einstellung auf den neuen erfolgt unter den gleichen Erscheinungen, die eine Regelstörung hervorruft, wenn der Sollwert schnell geändert wird.

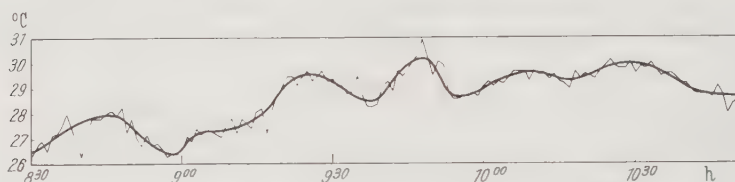


Abb. 13. Erhöhung der Temperatur von 27 auf 29° C (V_{89} , 28. 6. 56; heiter, zeitweilig wolzig, Lufttemperatur 18° C, relative Feuchte 70 %; Flug lebhaft)

Einen entsprechenden Fall bei dem der Sollwert von 27 auf 29° C erhöht wird, zeigt die Abb. 13. Es sind deutlich 3 Schwingungen, angedeutet eine vierte zu erkennen. Die Dauer der Schwingungen ist gleich, dagegen zeigen sich in der Amplitudenhöhe Abweichungen von der theoretischen Schwingungskurve. Besonders die erste Amplitude ist zu niedrig.

Eine Sollwertverstellung ist ein spontaner Vorgang, der vermutlich in gleicher Weise wie auch andere Spontanreaktionen der Bienen erreicht wird. Einige aktive Mitglieder der Gemeinschaft dürften die Auslösenden sein, von denen sich die Erregung lawinenartig über das Volk ausbreitet. Bis das ganze Volk erfaßt ist, vergeht eine gewisse Zeit, so daß es verständlich ist, daß die erste Schwingungsamplitude nicht die höchste ist, da sich an der Meßstelle noch nicht alle Bienen auf den neuen Sollwert eingestellt haben.

F. Versuche am Mehrwabenvolk

Die im vorigen Kapitel mitgeteilten Ergebnisse haben gezeigt, daß die Temperaturregulation im Bienenvolk im Sinne der Regeltheorie erfolgt. In den Versuchen am Mehrwabenvolk soll beobachtet werden, wie sich ein Bienenvolk unter normalen räumlichen Verhältnissen gegenüber thermischen Reizen verhält.

Im Gegensatz zum Einwabenvolk läßt sich erwarten, daß die Regelabweichungen während des Reizes nicht so groß sind, da 1. das günstigere Verhältnis von Volumen zu Oberfläche eine wirksamere Kompensation

des Reizes ermöglicht; 2. der Reiz nicht sofort voll zur Wirkung kommt, weil die das Brutnest seitlich schützenden Deckwaben, die Futter- und Pollenvorräte über dem Brutnest und der brutfreie untere Wabenbezirk eine Pufferung gegen den Reiz bewirken. Diese Gebiete werden während des Versuches nicht gegen Temperaturänderungen verteidigt und gehören somit nicht zum eigentlichen Regulationsbezirk.

Für das Mehrwabenvolk sind aus den beiden angeführten Gründen länger dauernde Reize nicht bedrohlich, wodurch die Möglichkeit gegeben ist, auch die Regulation während des Reizes zu beobachten.

Vor dem Temperaturstoß wird 1 Std. vorregistriert, um die herrschende Temperaturverteilung in der Beute zu bestimmen. Die Zwischenkastentemperatur wird möglichst schnell verändert. Zwischen Reizbeginn und Erreichen der beabsichtigten Versuchstemperatur vergehen im Höchstfall 4–5 min. Die Reizdauer beträgt 3–6 Std.; nach Reizende wird weitere 2–4 Std. registriert.

Eine Beunruhigung der Bienen durch den plötzlichen Reizbeginn ist auf Grund von Fluglochbeobachtungen nicht zu vermuten. Auch der ruhige Temperaturverlauf spricht gegen diesen Einwand.

Aus Gründen der Übersichtlichkeit wird nur die Kurve des Brutnestzentrums und eine Kurve des Brutnestrandes wiedergegeben. Die übrigen im Brutbereich gemessenen Kurven liegen zwischen diesen mit mehr oder weniger starker Anlehnung an eine von beiden. Ihre Darstellung ist für das Verständnis nicht erforderlich. Die außerhalb des Brutnestbereiches liegenden Kurven zeigen keine Regulation; sie steigen und fallen mit der Reiztemperatur.

I. Wärmereize

1. Normale Regulation

Verhalten der Temperatur. Die Versuchstemperatur („Reiztemperatur“) im Zwischenkasten liegt zwischen 32 und 50° C. Die Reize unter 36° C bewirken keine direkte Erhöhung der Temperatur, sondern führen zu einem Wärmestau, der aber die gleiche Wirkung wie ein Temperaturreiz hat. LINDAUER (1954) fand, daß schon Außentemperaturen von 30° C eine aktive Senkung der Temperatur im Brutnest verlangen.

Während des Versuches sind 3 Phasen zu unterscheiden:

A. Die Einpendelungsphase, etwa 2 Std., in der die Temperatur auf den während des Reizes gehaltenen Wert ansteigt.

B. Die „Gleichgewichtsphase“ während des Reizes. Die „Gleichgewichtstemperatur“ ist die Temperatur, bei der sich die Reizeinwirkung und die aktive Temperatursenkung durch die Bienen im Gleichgewicht halten.

C. Der Temperaturabfall nach Beendigung des Reizes.

Zu A. Beim Vergleich der einzelnen Einpendelungskurven überrascht, daß der Temperaturverlauf im Brutnest bei den durchgeführten Versuchen mit Reizen zwischen 30 und 50° C keine Abhängigkeit von der Reizhöhe erkennen läßt. Es kann daher aus den Einzelkurven die Mittelwertskurve gebildet werden (Abb. 14).

In gleicher Weise lassen sich die Temperaturkurven des Brutnestrandes zusammenfassen (Abb. 14). Zur Gewinnung der Mittelwerte wird der Reizbeginn bei allen Versuchen als der Zeitpunkt Null angesetzt. Die Größe aller von diesem Punkt zeitlich gleich weit entfernten Meßwerte wird zum arithmetischen Mittel zusammengefaßt. Die Streuung um die Mittelwertskurven geht aus der Abb. 14 hervor. Einzelne Abweichungen von diesen Mittelwertskurven stehen in keinem ersichtlichen

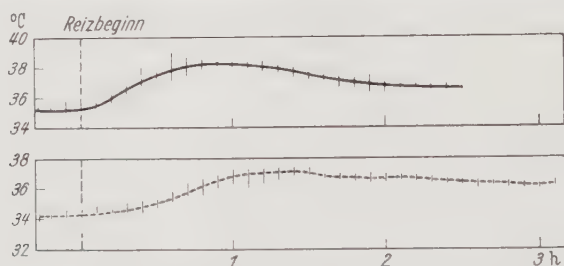


Abb. 14. Temperaturanstieg von Brutnestzentrum und -rand mit Reizbeginn
(— Brutnestzentrum, — — — Brutnestrand)

Zusammenhang mit der Reizstärke, sondern scheinen von den Gegebenheiten im Einsatz der Kühlmittel bedingt zu sein.

Die Brutnesttemperatur (etwa 35,3° C) steigt mit Reizbeginn erst langsam, dann schneller an. Nach 1 Std ist mit 38,2° C das Maximum erreicht, worauf die Temperatur wieder absinkt (Abb. 14).

Im Anstiegsteil der Kurve sind 3 Perioden zu unterscheiden:

a) bis 10 min nach Reizbeginn: Langamer Temperaturanstieg von 35,5 auf 35,7° C (0,2° C/10 min). Die Pufferwirkung der Außenbezirke verhindert eine rasche Einwirkung des Reizes auf das Brutnest.

b) 10—40 min nach Reizbeginn: Die Temperatur steigt ziemlich rasch auf 37,8° C (0,7° C/10 min), da der Reiz jetzt ungehindert auf das Brutnest wirkt, die Regulation aber noch nicht voll angelaufen ist.

c) 40—60 min nach Reizbeginn: Die Temperatursteigerung wird wieder schwächer (0,2° C/10 min), da das Gleichgewicht zwischen Reizeinwirkung und Kühltätigkeit der Bienen sich langsam zu ihren Gunsten verschiebt.

Eine Stunde nach Reizbeginn ist das Maximum mit 38,2° C erreicht. Im Laufe einer weiteren Stunde sinkt die Temperatur auf eine Gleichgewichtslage ab, die bis zum Reizende gehalten wird.

Die gleichen Phasen lassen sich auch bei der Brutnestrandkurve verfolgen (Abb. 14). Nach einem Anstieg auf $37,2^{\circ}\text{C}$ stellt sich mit $36,3^{\circ}\text{C}$ eine Gleichgewichtslage ein.

Die Anlaufzeit des Regulationsaktes ist bedingt:

a) Durch die Erregungsschwelle der Temperaturregulation. Temperaturänderungen, die unterhalb dieser Erregungsschwelle liegen, können unter Umständen zwar wahrgenommen werden, veranlassen aber noch keine Regulation.

b) Durch die Dauer bis zum Wirksamwerden der Kühlmittel. Von den beiden Regulationsmöglichkeiten gegen Wärme — Fächeln und Wasserverdunstung — steht die erstere sofort zur Verfügung. Daher sind auch bereits 5—10 min nach Reizbeginn im Flugkanal und auf dem

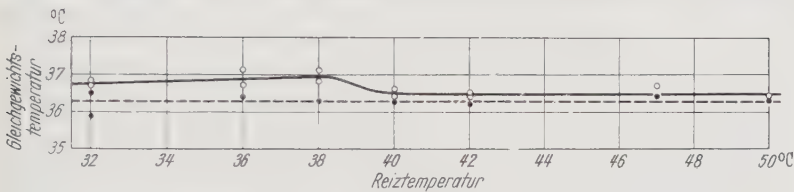


Abb. 15. Gleichgewichtstemperaturen des Brutnestzentrums und -randes in Abhängigkeit von der Reiztemperatur (— Brutnestzentrum, — — — Brutnestrand)

Flugbrett die ersten Fächler zu sehen. Dagegen muß das Wasser erst von der etwa 80 m entfernten Tränke herbeigeschafft werden. LINDAUER (1952, 1954) hat festgestellt, daß bei plötzlicher Erwärmung von den Bienen als Ersatz für Wasser Nektar und unreifer Honig über die Zellflächen ausgebreitet wird. Ein befriedigender Erfolg ist damit zwar nicht zu erzielen, doch überbrückt es die kritische Zeit bis zum vollen Anlaufen des Wassertransportes.

Zu B. Etwa 2 Std nach Reizbeginn ist die Einpendelung beendet, und es hat sich eine Gleichgewichtslage eingestellt, die während der weiteren Dauer des Reizes eingehalten wird. Es fällt auf, daß die Gleichgewichtstemperatur des Brutnestrandes tiefer liegt als die des Brutnestzentrums, obgleich dieser dem Reiz naturgemäß stärker ausgesetzt ist. Die Abb. 15 zeigt diese Gleichgewichtslage der Temperatur von Brutnestrand und -zentrum in Abhängigkeit von der Reiztemperatur. Die bemerkenswert einheitliche Gleichgewichtslage des Brutnestrandes von $36,3^{\circ}\text{C}$ über den ganzen Reizbereich hin legt den Schluß nahe, daß diese Temperatur die obere Grenze eines Indifferenzbereiches ist. Auch bei einem 32°C -Reiz, bei dem sicherlich durch intensivere Kühlung eine niedrigere Gleichgewichtstemperatur zu erreichen wäre, wird diese nicht eingestellt, da mit dem Eintritt in den Indifferenzbereich der Impuls zur weiteren Kühlung wegfällt. Ob innerhalb des Indifferenzbereiches die Regulationstätigkeit aller Bienen aufgehoben wird, läßt sich aus den

vorgelegten Meßergebnissen nicht ermitteln. Die obere Grenze des Indifferenzbereiches dürfte mit der auf Seite 135 erwähnten Erregungsschwelle identisch sein.

Die etwas höheren Temperaturen des Brutnestinneren sind bedingt durch die zusätzliche Wärme, die durch die Tätigkeit der Bienen und die Atmung der Brut entsteht. Die Temperaturdifferenz steigt von $0,4^{\circ}\text{C}$ beim 32°C -Reiz auf $0,7^{\circ}\text{C}$ beim 38°C -Reiz an. Bei höheren Reizen beträgt sie nur noch einheitlich $0,2^{\circ}\text{C}$. Diese niedrigere Brutnesttemperatur vom 40°C -Reiz ab wird dadurch erreicht, daß der größte Teil des Volkes die Beute verläßt und vor dem Flugkanal einen Bart bildet. Die Bartbildung vermindert die endogen anfallende Wärme, wesentlicher ist aber wohl, daß die Wabengassen weitgehend bienenfrei werden, wodurch die Luftzirkulation erleichtert wird. Die Brutpflege muß in diesem Falle allerdings vernachlässigt werden.

Der gleiche Vorgang läßt sich auch bei langsamer Temperaturerhöhung beobachten. Bei einem Reizeinschleichungsversuch wird die Temperatur alle 10 min um $0,3^{\circ}\text{C}$ erhöht. Bei $38,3^{\circ}\text{C}$ Reiztemperatur hat das Brutnestzentrum $36,9^{\circ}\text{C}$, worauf seine Temperatur bei weiterer langsamer Reizsteigerung auf $39,2^{\circ}\text{C}$ wieder bis auf $36,2^{\circ}\text{C}$ absinkt.

Diese Ergebnisse stimmen überein mit den Befunden von W. R. HESS (1926). Er hat bei der Erwärmung eines Bienenkastens innerhalb des Brutbezirkes eine Temperatur von „ 36° bis einige Zehntel darüber“ festgestellt. Nach den hier mitgeteilten Untersuchungen müßte er $36,3$ bis $36,5^{\circ}\text{C}$ gemessen haben.

Zusammenfassend läßt sich die thermische Situation während des Reizes folgendermaßen deuten: Es gelingt den Bienen in dem untersuchten Reizbereich von 30 — 50°C , die Brutnestrandtemperatur an der Grenze des Indifferenzbereiches ($\approx 36,3^{\circ}\text{C}$) zu halten. Dagegen bleibt die Erregungsschwelle im Brutnestinneren dauernd um $0,2$ — $0,7^{\circ}\text{C}$ überschritten, die Erregung bleibt in bezug auf das Gesamtvolk gesehen also während des ganzen Reizes aufrechterhalten. Diese Erscheinung muß nicht als eine Unvollkommenheit in der Temperaturregulation des Bienenvolkes angesehen werden. Vielmehr wird durch die geringe Überschreitung des Indifferenzbereiches erreicht, daß keine Unterbrechung in der Kühltätigkeit eintritt. Eine solche stoßweise Kühlung würde sich auf die Güte der Regulation sicher ungünstig auswirken.

Zu C. Die Mittelwertskurven des Temperaturabfalles für Brutnestzentrum und -rand zeigt die Abb. 16. Sie wurden in der auf S. 134 beschriebenen Weise ermittelt.

Die Brutnesttemperatur hat nach knapp 30 min die Ausgangstemperatur vor dem Reiz ($35,3^{\circ}\text{C}$) unterschritten. Nach weiteren 20 min ist das Minimum mit $35,0^{\circ}\text{C}$ erreicht, worauf die Brutnesttemperatur wieder langsam im Verlauf von etwa 2 Std auf den Ausgangswert ansteigt. Die

Brutnestrandtemperatur zeigt keine Unterpendelung. Sie sinkt erst im Laufe mehrerer Stunden auf den Ausgangswert ab.

Zur Beurteilung der Regelgüte muß man, wenn sich während des Reizes durch die veränderte Gleichgewichtslage eine bleibende Abweichung vom Ausgangswert einstellt, von diesem neuen Sollwert ausgehen. Dieser Sollwert wird beim Einpendeln im Brutnest je nach dem später eingestellten Gleichgewicht um $0,2\text{--}0,7^{\circ}\text{C}$ überschritten, am Brutnestrand um $0,9^{\circ}\text{C}$. Nach Reizende erfolgt eine Unterpendelung von $0,4^{\circ}\text{C}$ im Brutnestzentrum, am Rande nähert sich die Temperatur dem Sollwert völlig aperiodisch. Trotz der stärkeren Überpendelung bei Reizbeginn kann man aus dem aperiodischen Kurvenverlauf nach Reizende in Parallele zu den Ergebnissen am Einwabenvolk wohl schließen, daß die Brutnestrandkurven stärker aperiodisch betont sind als die des Brutnestzentrums. Die starke Überpendelung bei Reizbeginn ist bedingt durch die naturgemäß intensivere Einwirkung des Reizes auf den Brutnestrand.

Ventilation und Luftfeuchtigkeit. In der reizfreien Zeit tritt die Luft durch den Flugkanal in die Versuchsbeute ein, erwärmt sich hier und zieht, mit der Erwärmung leichter geworden, durch die Nut zwischen Kastendeckel und Kastenwänden nach außen ab.

Daß der Deckel nicht, wie zuerst erwartet, einigermaßen dicht aufsitzt, ergab sich aus dem mißglückten Versuch, durch Einblasen von flüssiger Kohlensäure in den Kreislauf den Reiz zu verstärken, als sich herausstellte, daß die Leistung des Thermostaten für die Kühlversuche nicht ausreicht (s. S. 126). Doch zeigte das schon nach wenigen Sekunden einsetzende starke Fächeln, daß Kohlensäure aus dem Zwischenkasten in die Beute eingetreten war. Einmal wurden die Bienen sogar für kurze Zeit betäubt.

Bei der aus Blech hergestellten Versuchsbeute II ist der Deckel mit Schaumgummi sehr gut abgedichtet. Um eine Ventilation zu ermöglichen, sind auf den Deckel fünf Luftschächte (s. S. 127, Abb. 5, *Isch*) gelötet. In diesen läßt sich mit einer Flaumfeder die Strömung leicht nachweisen. Diese rein physikalisch, ohne Beteiligung der Bienen, erklärbare Ventilation wurde auch von HAZELHOFF (1954) beobachtet und mit $0,1\text{--}0,2\text{ l/sec}$ gemessen.

Wieweit solche Verhältnisse auch in den üblichen Bienenkästen vorliegen, soll nicht beurteilt werden. Doch hat ein normaler Kasten

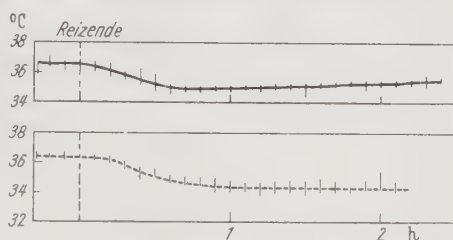


Abb. 16. Temperaturabfall von Brutnestzentrum und -rand nach Reizende (— Brutnestzentrum, --- Brutnestrand)

genügend Ritzen, um eine so geringe Strömung zu ermöglichen. Durch das sommerliche Wandergitter der Blätterbeute ist der Luftaustausch sicher möglich.

Während des Wärmereizes ist sofort mit dem Erscheinen der ersten Fächler eine Umkehr des Luftstromes zu beobachten. HAZELHOFF gibt für die ihm vorliegenden Verhältnisse 0,4—0,5 l/sec, in Ausnahmefällen bis 1 l/sec an. Der Sog ist in den Luftschächten deutlich fühlbar. In der Versuchsbeute I wird diese Strömung noch durch den Überdruck begünstigt, mit dem die Turbine Luft in den Zwischenkasten bläst.

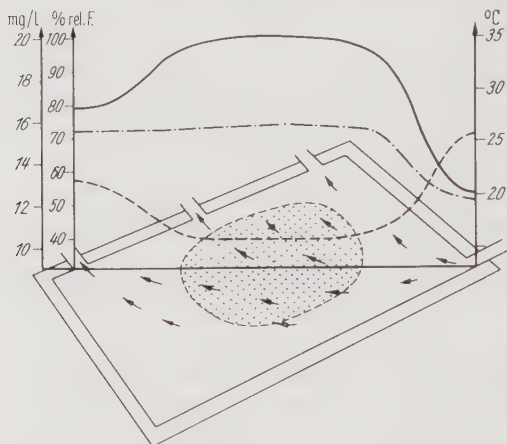


Abb. 17. Normale Temperatur- und Feuchteverhältnisse (— Temperatur, --- relative Feuchte, - - - absolute Feuchte, → Luftströmung, □ Brutbereich)

Während BÜDEL (1948 c) die relative Feuchte recht gleichmäßig bei 40% fand, schwanken die von mir ermittelten Werte von einer Messung zur anderen häufig um 10%. Dieser Unterschied beruht sicher nicht auf einer verschiedenen Meßgenauigkeit, sondern hängt mit der zur Psychrometereinstellung benötigten Luftmenge zusammen. Während BÜDEL hierfür 500 ml Luft verwendet, werden bei den hier benutzten

Geräten nur 30 ml benötigt. Kleine örtliche Schwankungen in der relativen Feuchte, wie sie z. B. durch Verdunstung eines Wassertropfens in der Nähe des Psychrometers entstehen, fallen bei geringem Meßluftbedarf ins Gewicht und können das Meßergebnis wesentlich beeinflussen. Es wird so eine Unstetigkeit erfaßt, die wohl für einen bestimmten engen Bereich, nicht aber für das Volksklima als Ganzes gilt. Bei der Beurteilung werden solche Werte nicht berücksichtigt.

Die durchschnittliche relative Feuchte des Brutnestrandes wurde mit 42% (bei 34° C), entsprechend 15,7 mg Wasserdampf/Liter Beutenluft, die der Brutnestmitte mit 40% (bei 35° C), entsprechend 15,85 mg/l, gemessen. Auch bei anderen Messungen war fast kein Unterschied in der absoluten Feuchte von Brutnestzentrum und -rand festzustellen. Die etwas höhere absolute Feuchte im Brutnest erklärt sich aus der Transpiration von Bienen und Brut. Während die Differenz zwischen Brutnest und Kastenaußenbezirken gering ist, besteht gegenüber der Außenwelt ein bedeutendes Diffusionsgefälle. Nur durch

dauernden Wassernachschub kann der gegenüber der Außenluft hohe Wasserdampfgehalt der Beutenluft aufrechterhalten werden. Darauf wird zum großen Teil der von LINDAUER (1954) festgestellte hohe Wasserbedarf des Bienenvolkes zurückgehen.

Die räumliche Verteilung der Temperatur, der relativen und absoluten Feuchte in der reizfreien Zeit stellt Abb. 17 dar. Die Diagonale durch die Beute von der Mitte des hinteren Deckelrandes zum Flugkanal wird als Abszisse eines Koordinatensystems gewählt. Die längs dieser Strecke gemessenen Werte ergeben die gezeichneten Kurven. Mit Reizbeginn — als Beispiel dient ein 50°C -Reiz (Abb. 18) — kehrt sich die Luftströmung durch das Fächeln der Bienen (s. S. 138) um.

Die Messungen wurden in der Versuchsanlage I ausgeführt. Die Luft tritt durch die Ritzen des Kastendeckels (stark übertrieben gezeichnet) schon warm und trocken in den Innenkasten ein. Sobald sie den Brutnestrand erreicht hat, nimmt sie von

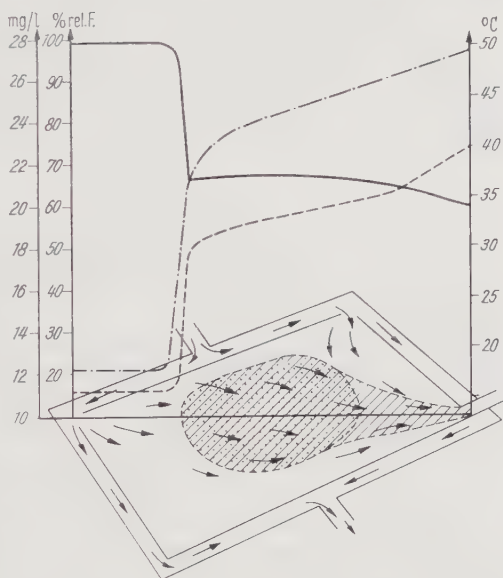


Abb. 18. Temperatur- und Feuchteverhältnisse während eines 50°C -Wärmereizes (— Temperatur, --- relative Feuchte, - · - absolute Feuchte, → Luftströmung, □ Brutbereich, ▨ Gebiet mit Wasserverdunstung)

den Bienen im Brutbereich ausgebreitetes Wasser auf, wodurch die absolute und relative Feuchte bei gleichzeitiger Abkühlung ansteigt. Bei der relativ geringen Strömungsgeschwindigkeit ist die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme umgekehrt proportional der relativen Feuchte, d. h. die Luft nimmt zuerst schnell, dann immer langsamer Wasser auf. Entsprechend erfolgt die Abkühlung zuerst schnell, dann immer langsamer.

Entgegen dieser Abkühlung der Luft auf ihrem Wege durch das Brutnest zum Flugkanal läuft ihre Erwärmung durch die Atmung der Bienen. Die Zone, in der die Abkühlung durch Wasseraufnahme von der Atmungswärme kompensiert wird, ist die kühlsche des ganzen Brutbereiches.

Wie Messungen im Flugkanal zeigen, ist die Temperatur dort niedriger ($33,5^{\circ}\text{C}$) als im Brutnest, die absolute Feuchte aber höher als dort.

Die Luft nimmt also auch auf ihrem Wege vom Brutnest zum Flugloch noch Wasser auf, wobei der Kühleffekt die Atmungswärme übertrifft.

Die Abb. 18 ist entsprechend der Abb. 17 zu verstehen. Liest man die Kurven von links nach rechts, so stellen sie weiter das zeitliche Verhalten von Temperatur und Feuchte eines Luftstromes dar, der entlang der Abszisse durch das Brutnest gefächelt wird. Prinzipiell gleiche Kurven haben auch alle anderen durch den Kasten gefächelten Ströme.

Nach dem Reizende sinkt die relative Feuchte des Brutnestes schnell wieder auf den Ausgangswert. Bereits nach 10 min sind die Verhältnisse wieder normal. Da die Temperatur zu dieser Zeit noch über dem Sollwert liegt, ist die absolute Feuchte höher als vor dem Reiz.

Aus der Kurve der absoluten Feuchte (Abb. 18) läßt sich feststellen, daß die Wasserverdunstung im ganzen Brutnest und in einem Schlauch vom Brutnest zum Flugkanal erfolgt. Bei weitem am stärksten ist die Verdunstung am Rande des von den Bienen gehaltenen Bereiches, wo die warme, trockene Luft auf die verdunstende Fläche trifft. Durch die intensive Lüftung wird erreicht, daß trotz der hohen Wasserzufuhr die relative Feuchte am Brutnestrand nur 50%, im Zentrum nur 55—60% beträgt. Die Luft behält noch genügend Kapazität zur schnellen Wasserdampfaufnahme.

2. Unvollkommene Regulation

Durch behinderten Wassertransport. Aus der Schar der Regelkurven von Brutnestrand und -zentrum fallen einzelne durch ihren andersartigen Verlauf heraus. In den Durchschnittskurven (S. 134, Abb. 14) sind sie daher nicht enthalten. Der Anstiegsteil entspricht dem Normalfall, doch steigen die Kurven stärker an, das Maximum wird früher erreicht. Danach sinken die Temperaturen nicht oder nur schwach ab, so daß sich während des Reizes eine höhere Gleichgewichtstemperatur einstellt. Für einen 40° C- (V_{11}) und einen 45° C-Versuch (V_{13}) sind die für die Kurven charakteristischen Werte im Vergleich zu den Normalwerten in Tabelle 1 dargestellt. Für V_{13} sind 2 Gleichgewichtslagen zu unterscheiden (s. unten).

Tabelle 1

Reiz- temperatur in ° C	Temperaturmaximum in ° C beim Einpendeln				Gleichgewichtstemperatur in ° C während des Reizes			
	Brutnestzentrum		Brutnestrand		Brutnestzentrum		Brutnestrand	
	normal	unvoll- kommen	normal	unvoll- kommen	normal	unvoll- kommen	normal	unvoll- kommen
40 (V_{11})	38,2	38,6	37,2	37,6	36,5	38,0	36,3	37,5
45 (V_{13})	38,2	38,6	37,2	37,2	36,5	38,6	36,3	38,0
45 (V_{13})	—	—	—	—	36,5	40,5	36,3	39,0

Besondere Beachtung verdient V_{13} , Abb. 19. Es sind nur die Brutnestrand- und Brutnestzentrumskurven dargestellt. Die Reiztemperatur beträgt 45°C : Das Brutnestzentrum hat in 35 min (normal 60 min) mit etwa $38,6^{\circ}\text{C}$ das Maximum erreicht. Ein Absinken erfolgt nicht, die Gleichgewichtslage stellt sich mit $38,6^{\circ}\text{C}$ ein. Auch die Brutnestrandkurve steigt schneller als normal an. Schon nach 55 min (normal 90 min) beträgt die Temperatur $37,2^{\circ}\text{C}$. Auf diesem normalen Maximum ist eine Temperatursenkung zu beobachten, die aber schon nach 10 min wieder von einem Anstieg abgelöst wird. Als Gleichgewicht wird $38,0^{\circ}\text{C}$ gehalten. Diese Situation bleibt bis 3 Std nach Reizbeginn, bis 16^{25} , erhalten. Jetzt folgen 30 min, in denen die Brutnesttemperatur sehr stark schwankt

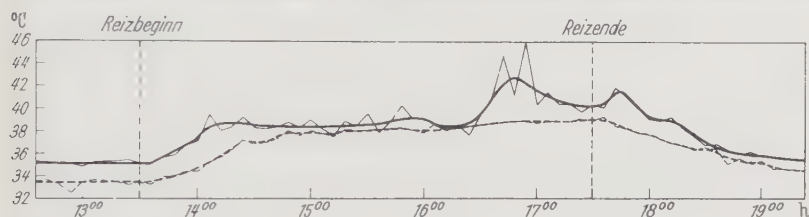


Abb. 19. Temperaturverlauf bei dem 45°C -Reiz V_{13} (19. 5. 55; bewölkt, windig, Lufttemperatur 10°C ; Flug schwach; — Brutnestzentrum, — — Brutnestrand)

und zeitweilig bis auf $45,9^{\circ}\text{C}$, also über die Reiztemperatur, empor-schnellt. Dann stellt sich mit $40,5^{\circ}\text{C}$ eine neue Gleichgewichtstempe-ratur ein, die bis zum Reizende gehalten wird. Die Brutnestrand-temperatur zeichnet sich durch einen wesentlich ruhigeren Verlauf aus; sie steigt auf eine neue Gleichgewichtslage von $39,0^{\circ}\text{C}$ an. Im Kurven-abfall nach Reizende fällt der nochmalige Anstieg der Brutnesttempe-ratur auf fast 42°C auf. Es handelt sich dabei um eine Ausnahme-erscheinung, für die eine Erklärung nicht gegeben werden kann.

Versuch V_{11} (bedeckt, Regen, Lufttemperatur 13°C ; Flug sehr schwach), Reiztemperatur 40°C , zeigt im ganzen das gleiche Bild, jedoch kommt es nicht zum erneuten Temperaturanstieg während des Reizes.

Offensichtlich handelt es sich hier um Fälle, in denen nur unvoll-kommen reguliert wird. Es fällt auf, daß es nach Überschreiten der normalen Gleichgewichtstemperatur, in dem Bestreben, die obere Grenze des Indifferenzbereiches zu erreichen, nicht zu einem unruhigen Auf und Ab kommt. Es wird vielmehr mit etwa $38,5^{\circ}\text{C}$ eine neue Gleich-gewichtslage gehalten, die kaum unterschritten wird. Wenn auch diese Grenze nicht gehalten werden kann, stellt sich ein letztes Gleichgewicht mit $40,5^{\circ}\text{C}$ ein. Die gleiche Stufenfolge läßt sich auch bei einem noch zu besprechenden Versuch beobachten (s. S. 143, Abb. 20).

Die $40,5^{\circ}\text{C}$ -Gleichgewichtslage dürfte die obere Grenze des Existenz-bereiches der Bienen sein. Diese Vermutung wird durch die Tempera-

turorgelversuche HERANS (1952) gestützt, der als Schreckgrenze $40,3^{\circ}\text{C}$ feststellte.

Dagegen ist die zwischen der Schreckgrenze von $40,5^{\circ}\text{C}$ und der oberen Grenze des Indifferenzbereiches ($36,3^{\circ}\text{C}$, s. S. 135) liegende $38,5^{\circ}\text{C}$ -Gleichgewichtstemperatur schwer zu erklären. Vielleicht darf man vermuten, daß sich von dieser Temperatur an im Gleichgewicht bestimmter Stoffwechselvorgänge die ersten Störungen einstellen, die die Bienen veranlassen, die Temperatur nicht über diesen kritischen Wert steigen zu lassen.

Das Bienenvolk hat im Falle einer unvollkommenen Regulation zwei Hauptmöglichkeiten:

a) Die schwer zu verteidigenden Außenbezirke werden aufgegeben, die (normale) Regulation beschränkt sich nur noch auf den Rest des Brutnestes.

b) Das ganze Brutnest wird gehalten, aber es wird eine höhere Gleichgewichtstemperatur eingestellt.

Wie die Versuchsergebnisse zeigen, ist der zweite Fall verwirklicht. Der Brutnestrand ist weiterhin der kühlsste Teil der Beute, es kommt zu einer allgemeinen Niveauehebung.

Dieses Verhalten der Bienen erscheint verständlich, da der Anreiz zur Regulierung die Anwesenheit von Brut ist. Brutleere Teile oder eine brutleere Beute werden von den Bienen verlassen (LINDAUER 1954). Es ist kaum denkbar, daß die Bienen einen Teil der Brut aufgeben könnten, um den anderen Teil noch zu schützen, besonders da sie ja beim Zurückweichen aus den Randbezirken sich dem wärmeren Brutnestzentrum nähern. Wenn der Trieb zum Verlassen des überhitzten Gebietes erst den Brutpflegeinstinkt überwindet, wird die Beute geräumt und die ganze Brut im Stich gelassen (s. S. 143). Dieses Verhalten erscheint auch durchaus zweckmäßig, solange die für das ganze Brutnest eingestellte Gleichgewichtstemperatur noch ein Überleben der Brut gestattet, da, bedingt durch die Kugelform des Brutnestes, schon eine geringe Verkleinerung des Durchmessers zu einer großen Volumenverminderung und damit zur Vernichtung eines Großteiles der Brut führt. Da im Anschluß an den Versuch keine Brutschädigung zu beobachten war, kann geschlossen werden, daß die Brut eine Temperatur von $40,5^{\circ}\text{C}$ kurzzeitig ertragen kann.

Die Erklärung für die unvollkommene Regulation wird durch die Witterungsverhältnisse an den Versuchstagen gegeben. In beiden Fällen war das Wetter regnerisch und windig, die Lufttemperatur lag beim 40°C -Reiz (V_{11}) zwischen $9,8$ und $14,0^{\circ}\text{C}$, beim 45°C -Reiz (V_{13}) zwischen $8,6$ und $11,0^{\circ}\text{C}$. Bis zum Reizbeginn war der Flug sehr schwach und auch während des Reizes durch das Wetter offensichtlich behindert. Es wird

daher die Ansicht vertreten, daß bei den beiden besprochenen Versuchen der Wassertransport mit den Anforderungen nicht Schritt halten konnte.

Die gleiche Ursache dürfte auch den Temperaturverlauf eines 52° C-Reizes bestimmt haben (Abb. 20). Der Versuch zeigt den Beginn des Zusammenbruches der Regulation: Die Brutnesttemperatur steigt steil bis auf 43° C an, die Brutnestrandtemperatur erreicht 41° C. Bei 39 und 40,5° C wird der Anstieg der Brutnestrandtemperatur durch 2 Schwellen unterbrochen. Beide Schwellen werden je etwa 10 min gehalten. Sie dürfen wohl als Versuch gedeutet werden, die beiden auf Seite 141 besprochenen Gleichgewichtslagen von 38,5 und 40,5° C zu

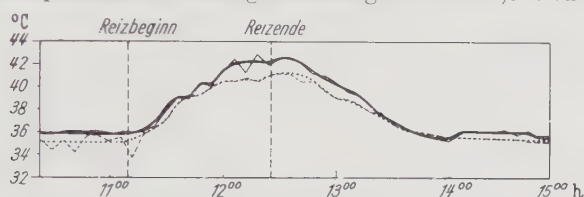


Abb. 20. Temperaturverlauf bei dem 52° C-Reiz V_{23} (17. 6. 55; wolkenlos, Lufttemperatur 17,2—21,0° C, relative Feuchte 63—69 %; Flug lebhaft; — Brutnestzentrum, — — Brutnestrand)

halten. Der Versuch wurde schon nach 80 min abgebrochen, weil die Bienen fluchtartig die Beute verließen.

Daß nur die hohe Reiztemperatur den Zusammenbruch bewirkte, ist unwahrscheinlich, da der 50° C-Versuch eine der besten Regelkurven ergab. Auch die Wetterlage bietet keine Erklärung, sie ist im Gegenteil sehr günstig (17. 6. 55; wolkenlos, Lufttemperatur von 17,2 auf 21,6° C ansteigend, relative Feuchte von 69 auf 63 % sinkend). Es ist anzunehmen, daß der Mitte Juni vorliegenden reichen Tracht die Schuld an der katastrophalen Regulation zukommt. Begünstigt durch das gute Wetter ist der Flug vor Versuchsbeginn sehr lebhaft, die meisten Flugbienen sind also durch die Tracht beschäftigt. In solchen „Hochkonjunkturzeiten“ fehlen die normalerweise in genügender Zahl müßig im Stock sitzenden Flugbienen (VON FRISCH 1953, LINDAUER 1952). Daher stehen für den plötzlich einsetzenden Wasserbedarf nicht genügend Trägerinnen zur Verfügung, wodurch der Wassertransport zu langsam in Gang kommt. Eine nachträgliche Stabilisierung ist also noch denkbar, erscheint aber auf Grund des Temperaturverlaufes unwahrscheinlich.

Beeinflussung der Regulation durch behinderte Ventilation. Die wichtige Rolle, die die Durchlüftung der Beute bei der Wärmeregulation spielt, läßt vermuten, daß es zur Störung der normalen Regulation kommt, wenn die Ventilation behindert ist.

Bei der Versuchsbeute II können die Lüftungsschächte durch Gummistopfen verschlossen werden. Der Luftaustausch ist dann auf

den Flugkanal beschränkt. Überraschenderweise werden schon allein dadurch, ohne jeden Wärmereiz, empfindliche Störungen hervorgerufen. Schon nach wenigen Minuten stellen sich auf dem Flugbrett und im Flugkanal die ersten Fächler ein, und nach wenigen Stunden hängt der größte Teil des Volkes in einer dicken Traube vor dem Flugloch. Der Bart bleibt auch in kühlen Nächten erhalten. Mit Öffnen der Luftschächte ist die Lage nach etwa 1 Std wieder normal. Offensichtlich ist der Luftaustausch so stark behindert, daß die Bienen durch Fächeln eine bessere Ventilation zu erreichen suchen.

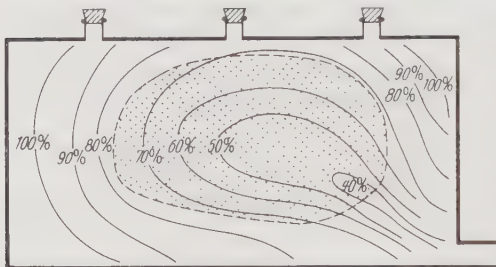


Abb. 21. Räumliche Verteilung der relativen Feuchte in der Beute bei geschlossenen Luftschächten (— Brutnestbereich)

Als reizauslösende Faktoren kommen die relative Feuchte und der CO_2 -Gehalt der Beutenluft in Frage.

Die Feuchtemessung ergibt die in der Abb. 21 dargestellten Verhältnisse. Das Brutnestzentrum hat mit 50% relativer Feuchte bei 35° C (= 19,7 mg/l) fast die normale Höhe (40%). Am hinteren Brutnestrand werden bei 34° C 70% (= 26,1 mg/l) gemessen. Hier ist die Abweichung innerhalb des Brutbereiches am größten. In den Ecken des Kastens bilden sich Kondenswassertropfen, so daß hier 100% relative Feuchte herrschen müssen, was auch theoretisch zu erwarten ist: 26,1 mg/l Wasserdampf entsprechen 100% relativer

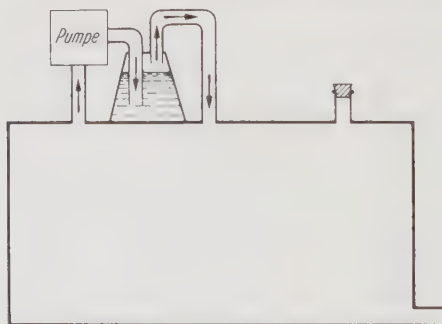


Abb. 22. Versuchsanordnung zur Senkung des CO_2 -Gehaltes der Beutenluft

Feuchte bei der gemessenen Zwischenkastentemperatur von etwas über 27° C. Im Herbst 1955, als noch keine Luftschächte vorhanden waren, kam es, bedingt durch die hohe Feuchte, zum Gären des Honigs.

Auch ein zu hoher CO_2 -Partialdruck der Beutenluft kann das Fächeln auslösen. HAZELHOFF (1954) gibt 0,6—0,7% CO_2 (ausnahmsweise bis 1%) für die aus dem Kasten abziehende verbrauchte Luft an. Bei höheren Konzentrationen wird Fächeln festgestellt. Gegen die Annahme eines solchen Zusammenhanges sprechen die später zu behandelnden Kühlversuche (s. S. 151), bei denen die relative Feuchte normal bleibt,

der CO_2 -Gehalt der Beutenluft aber durch starke Wärmeproduktion ansteigt. Es treten keine Fächler auf.

Wenn somit auch als Hauptreiz der Anstieg der relativen Feuchte angesehen werden kann, so muß dennoch, wie die folgende Beobachtung zeigt, zum mindesten eine additive Wirkung der CO_2 -Konzentration angenommen werden:

Aus einem der Luftschächte wird von einer Membranpumpe die Luft angesaugt und durch eine Waschflasche mit 1,5 Liter Barytwasser wieder in den Kasten zurückgepumpt (Abb. 22). Die Pumpenleistung beträgt etwa 2 Liter/min. Das $\text{Ba}(\text{OH})_2$ -Wasser wird auf 30°C gehalten, damit die Luft nicht trockener in die Beute zurückkommt. Im Versuch werden die Luftschächte geschlossen, und gleichzeitig wird die Pumpe eingeschaltet. Die ersten Fächler sind nach 30 min zu sehen, während sie ohne CO_2 -Absorption schon nach spätestens 10 min auftreten.

Der eigenartige Fall eines „Kühlkrampfes“ konnte bei dem im Sommer 1956 benutzten relativ starken Volk beobachtet werden. Mit Verschließen der Luftschächte steigt die Feuchte der Beutenluft an. Bei dem Bestreben, die Feuchte durch Fächeln zu senken, wird Wärme erzeugt, so daß es sekundär zur Überhitzung der Beute kommt, was den Impuls zur Verdunstung von Wasser gibt. So schaukelt sich das Volk bis zu einem neuen Gleichgewicht (im beobachteten Falle $37,5^\circ\text{C}$ im Brutnestzentrum, 36°C am Brutnestrand) auf, bei dem die Wärmeabstrahlung des Kastens mit der durch das Fächeln erzeugten erhöhten Temperatur im Gleichgewicht steht. Eine Unterbrechung dieses „Kühlkrampfes“ ist mit den den Bienen zur Verfügung stehenden Mitteln nicht möglich.

Gegen diese Deutung könnte der Einwand erhoben werden, daß die Temperaturerhöhung einfach durch das Bestreben bedingt ist, durch Temperatursteigerung an das erträgliche Maß die relative Feuchte zu senken. Doch ergibt sich aus den im Herbst 1955 mit einem mäßig starken Volk gemachten Versuchen, daß diese Ansicht nicht zu halten ist. Auch hier erfolgt starkes Fächeln und Bartbildung, doch bleibt die Brutnesttemperatur mit $34 - 35,5^\circ\text{C}$ durchaus im Bereich des Normalen.

Künstliche Wärmereize wurden mit behinderter Lüftung nicht durchgeführt, da schon einige beobachtete natürliche Reize durch Sonneneinstrahlung so bedenkliche Erscheinungen zeigten, daß Gefahr für das Leben des Volkes drohte.

Als Beispiel V_9 (Abb. 23): Die Beute wird durch Sonneneinstrahlung erwärmt, die Zwischenkastentemperatur beträgt 33°C , die Brutnesttemperatur um 36°C . Lebhaftes Fächeln und die Höhe und Verteilung der relativen Feuchte (s. S. 139, Abb. 18) zeigen an, daß die Bienen gegen die Wärme ankämpfen. Um 9⁰⁰ werden die Luftschächte geschlossen (Abb. 23); sofort steigt die relative Feuchte an allen Meß-

stellen an. Schon nach 10 min ist der vordere Brutnestrand feuchter (die Meßstelle liegt in halber Wabenhöhe, nicht im Fächelkanal zum Flugloch) als das Zentrum, nach 30 min ist der hintere Brutnestrand auf 100% relative Feuchte angestiegen.

Gegenüber der unbehinderten Ventilation vor dem Schließen der Luftschächte (Abb. 24a) ist es zu einer völligen Umkehrung der Feuchteverhältnisse gekommen (Abb. 24b). Die relative Feuchte nimmt jetzt von der Kastenrückwand zum Flugkanal ab.

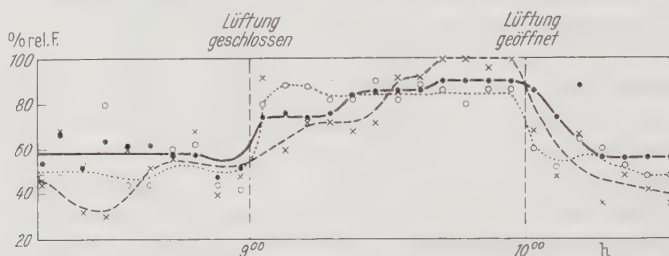


Abb. 23. Verlauf der relativen Feuchte während eines natürlichen Wärmereizes. Die Luftschächte sind zwischen 9⁰⁰ und 10⁰⁰ geschlossen (●—● Brutnestzentrum, ○ ··· ··· ○ vorderer Brutnestrand, × — — × hinterer Brutnestrand)

Aus den Beobachtungen ist zu schließen, daß ein Mißverhältnis zwischen Wassertransport und Ventilation besteht. Den Bienen ist es nicht möglich, durch Fächeln die relative Feuchte der Beutenluft so weit zu senken, daß das verteilte Wasser ausreichend schnell verdunsten kann. Daher ist der Kühleffekt ungenügend. Die Temperatur des Zwischenkastens steigt in der Zeit von 9—10⁰⁰ (Abb. 23) von 33 auf 35° C, die des Brutnestzentrums auf über 39° C an. Der Versuch wurde durch Öffnen der Luftschächte abgebrochen, da offensichtlich der Zusammenbruch der Regulation bevorstand. Schon nach 15 min sind die Verhältnisse fast wieder normal; die natürliche Wärmeeinwirkung wird ohne Schwierigkeiten gemeistert (Abb. 23).

Wie die Versuche mit unvollkommener Regulation gezeigt haben, kann der Zusammenbruch der Wärmeregulation sowohl durch Behinderung der Ventilation als auch durch ungenügendes Wasserangebot bedingt sein. Die Grenztemperatur des Reizes, die zum Zusammenbruch führt, ist im weitesten Umfang von den herrschenden äußeren und inneren Umständen abhängig, von denen nur die offensichtlichsten genannt werden sollen:

Innere Faktoren: Volksstärke, Volksstärke im Verhältnis zur Brutnestgröße, Zahl der Flugbienen.

Äußere Faktoren: Ventilationsmöglichkeit, Außentemperatur, Luftfeuchtigkeit, Entfernung der Wasserquelle, Trachtverhältnisse.

Natürlich ist eine obere Grenztemperatur zu erwarten, bei der, auch wenn alle Faktoren optimal sind, der Zusammenbruch erfolgen muß. Die Grenztemperatur ist erreicht, wenn sich das Gleichgewicht zwischen den zugeführten Kalorien und den durch Wasserverdunstung und Fächeln beseitigten bei einer Temperatur einstellt, die für die Bienen nicht mehr erträglich ist.

Eine übermäßige Erwärmung des Kastens ist auch in unseren Breiten keineswegs so selten, wie häufig angenommen wird. Schon bei Temperaturen weit unter 30°C kommt es durch die Sonneneinstrahlung leicht zu einer Überhitzung. Wenn diese wohl auch kaum jemals bedrohlich wird, so lohnt es sich doch, den Bienen die Regulation so leicht wie möglich zu machen, denn gerade bei schönem, warmem Wetter sollten die Flugbienen sich der Tracht widmen können. Besonders die Ventilation quer durch die Beute sollte den Bienen durch dicke, kaum luftdurchlässige Verpackung nicht unnötig

erschwert werden. Die neuerdings häufig verwendeten dichtanliegenden Schaumgummikissen erscheinen daher, wenigstens für den Sommer, als ungeeignet.

Wie sehr die Bienen selbst dafür sorgen, sich den Luftaustausch nicht zu behindern, ergibt sich aus ihrem Verhalten gegenüber den Luftschächten. Nach Entfernen des mittleren Rähmchens wird die Lücke durch Wildbau geschlossen, der am Beutendeckel hängt. Dabei werden die in Baurichtung liegenden Öffnungen von drei Luftschächten sorgfältig ausgespart; der Wildbau ist hier tief eingebuchtet.

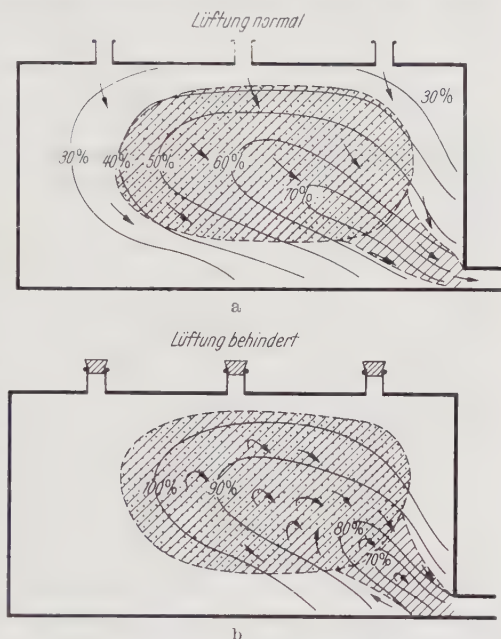


Abb. 24 a u. b. Ventilation und räumliche Verteilung der relativen Feuchte während eines Wärmereizes bei offenen (a) und geschlossenen (b) Luftschächten (□ Brutbereich, ▨ Gebiet mit Wasserverdunstung)

II. Kühlreize

Die Kühlversuche wurden ausschließlich mit der Versuchsbeute II durchgeführt. Die Reizstärke lag zwischen 10 und 26°C . Bei starken

Reizen (etwa ab 14°C) wird der Flug eingestellt, und das Volk zieht sich auf das Brutnest zurück.

1. Regulation bei unbehinderter Lüftung

Verlauf der Temperatur. Den Brutnestzentrumskurven ist eine Beeinflussung durch den Reiz kaum anzusehen [der 18°C -Reiz (Abb. 25) wurde im Frühjahr mit einem noch schwachen Volk durchgeführt]; die Temperatur ist auch bei starken Reizen nur wenig erniedrigt, doch ist ein leichtes Unterpendeln um $0,4\text{--}0,5^{\circ}\text{C}$ allgemein, besonders bei

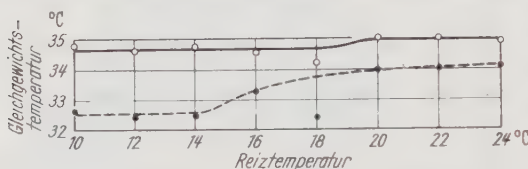


Abb. 25. Abhängigkeit der Gleichgewichtstemperatur während des Reizes von der Reizstärke bei Kühlreizen (○—○ Brutnestzentrum, ● — — ● Brutnestrand)

den stärkeren Reizen, festzustellen. Das Minimum wird durchschnittlich 20 min nach Reizbeginn erreicht.

Dagegen zeigt sich bei den Brutnestrandtemperaturen der Einfluß des Reizes deutlicher (Abb. 25).

Auch ist eine Abhängigkeit von der Reizstärke gegeben. Eine Unterpendelung erfolgt nicht; die neue Gleichgewichtslage wird aperiodisch (nach etwa 60 min) erreicht.

Die Regelkurven zeigen in allen Versuchen, daß es den Bienen nicht schwer fällt, auch bei plötzlichen starken Kühlreizen ihre Brutnesttemperatur aufrechtzuerhalten. Die Unterpendelung ist nicht nennenswert, irgendwelche Anzeichen eines Zusammenbruches der Regulation sind nicht zu erkennen. Dieses Ergebnis überrascht nicht, denn gegenüber dem komplizierten Vorgang des Kühlens mit Fächeln, Wassertransport und seiner Abhängigkeit von den verschiedensten Faktoren (S. 146) ist die Wärmeproduktion relativ einfach und jederzeit einsatzbereit. Es wurde kein Versuch unternommen, die untere Grenztemperatur zu bestimmen, bei der die Temperaturregulation zusammenbricht, da diese entsprechend der oberen Grenztemperatur (S. 146) von verschiedenen Faktoren abhängig ist, so daß eine allgemeingültige Aussage nicht gemacht werden kann.

Verhalten der Luftfeuchtigkeit. Mit Beginn des Reizes erhöhen die Bienen durch verstärkte Atmung die Wärmeproduktion. Der steigende Sauerstoffbedarf bedingt ein längeres Öffnen der Stigmen (O. E. WOHLGEMUTH 1929) und damit gesteigerte Wasserverdunstung. So steigt der Wasserverlust der Schabe (*Blatta spec.*) von $3,9\text{ mg/h}$ bei Reizung auf $6,0\text{ mg/h}$, also um gut 50% (WIGGLESWORTH 1955 nach RAMSAY 1935). In anderen Fällen erhöht sich die Wasserabgabe durch Öffnen der Stigmen auf das 5fache (WIGGLESWORTH 1955). Das hochentwickelte, direkt von der Blutflüssigkeit umspülte thorakale Luft-

sacksystem der Biene (DREHER 1936) läßt erwarten, daß die ausgeatmete Luft ziemlich wasserdampfgesättigt ist, so daß eine verstärkte Atmung eine beträchtliche Steigerung der Wasserdampfabgabe zur Folge hat.

Bei schwachen Kühlreizen — als Beispiel ein 20°C -Reiz (Abb. 26) — steigt die relative Feuchte des Brutnestzentrums von 40% auf 70% (entsprechend 27,7 mg/l), die des Brutnestrandes von etwas über 40% auf 60% (= 22,6 mg/l) an, da die gesteigerte Wasserdampf-abgabe eine Verschiebung des Gleichgewichtes zwischen Produktion und Diffusionsausgleich bewirkt. Entgegen den Verhältnissen vor dem Versuch (S. 138, Abb. 17) ist jetzt das Brutnestzentrum relativ und absolut feuchter als der Brutnestrand (Abb. 26), doch kann daraus nicht unbedingt geschlossen werden, daß die Atmung im Brutnestzentrum stärker ist als am Brutnestrand, da auch bei räumlich gleichmäßiger

Wasserdampferzeugung durch das steile Diffusionsgefälle in den Randbezirken hier der Ausgleich am stärksten erfolgt.

Bei den stärkeren Kühlreizen — als Beispiel ein 10°C -Reiz — zeigt sich im ganzen das gleiche Bild (Abb. 27). Man sollte erwarten, daß entsprechend der gegenüber einem 20°C -Reiz natürlich verstärkten Atmung und Wärmeproduktion die Feuchte des Bienensitzes höher liegt als bei schwachen Reizen. Dieses ist aber

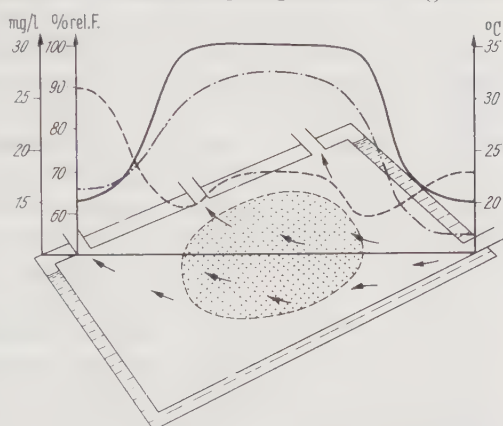


Abb. 26. Temperatur- und Feuchteverhältnisse während eines 20°C -Kühlreizes (— Temperatur, --- relative Feuchte, - · - absolute Feuchte, → Luftströmung, [] Brutnest)

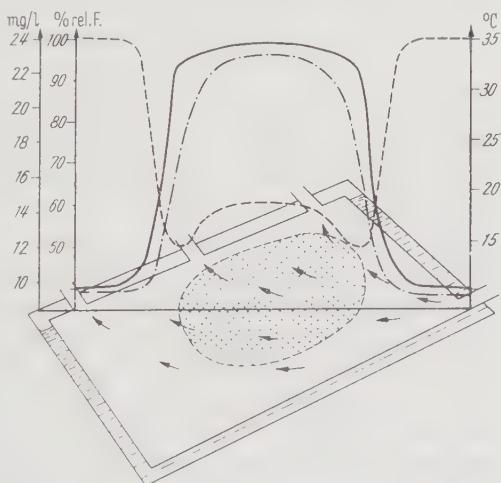


Abb. 27. Temperatur- und Feuchteverhältnisse während eines 10°C -Kühlreizes (— Temperatur, --- relative Feuchte, - · - absolute Feuchte, → Luftströmung, [] Brutnest)

nicht der Fall. Im Gegenteil beträgt die relative Feuchte im Brutnestzentrum 60% (= 23 mg/l), am Brutnestrand 50% (= 17 mg/l).

Dieses Ergebnis ist verständlich, wenn man berücksichtigt, daß es bei der niedrigen Temperatur der außerhalb des Bienensitzes liegenden Kastenbezirke zu einer Wasserdampfkondensation kommen muß. Die durch das Flugloch in den Kasten eintretende Luft hat im behandelten Beispiel bei 22° C eine relative Feuchte von 70% (= 13,7 mg/l). Im Flugkanal wird sie fast auf die Reiztemperatur (10° C) abgekühlt. Da die maximale Wasserdampfkapazität bei 10° C nur 9,4 mg/l beträgt,

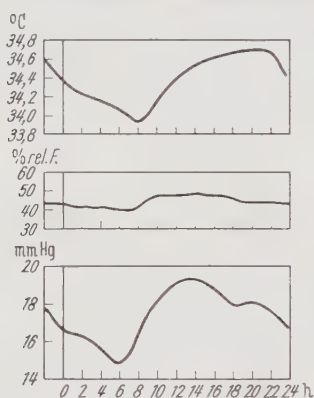


Abb. 28. Die täglichen Schwankungen der Temperatur und Feuchte im Brutnest [nach BÜDEL (1948 c), etwas verändert]

wird sich das überschüssige Wasser mindestens zum großen Teil kondensieren und im Flugkanal niederschlagen. Die in den Kasten gelangende Luft enthält daher ziemlich wenig Wasserdampf, so daß sie bei der jetzt einsetzenden Erwärmung eine beträchtliche Menge Wasser aufnehmen kann, ohne daß die gleiche Feuchte wie bei den schwachen Reizen erreicht wird. Der gleiche Effekt zeigt sich, wenn die Luft das Brutnest verläßt. Sie wird durch die Reizeinwirkung wieder bis nahe an die Reiztemperatur abgekühlt und muß entsprechend Wasserdampf abgeben. Während der meist dreistündigen Versuchszeit ist die kondensierte Wassermenge so groß, daß das auf dem Boden der Beute

zusammenfließende Wasser zum Flugkanal herausläuft und auf dem Flugbrett eine kleine Pfütze bildet.

Wie der Versuch zeigt, sind die Bienen in der Lage, der bei stärkeren Reizen bestehenden Gefahr der Unterschreitung der optimalen Feuchte des Brutnestes zu begegnen. Durch dichtes Zusammenrücken wird vermutlich die Diffusion des Wasserdampfes aus dem Brutnest so stark gehemmt, daß die Wasserdampfzufuhr durch die Atmung ausreicht, die notwendige relative Feuchte zu halten. Dieser Umstand ist sicher ein wichtiger, vielleicht der entscheidende Faktor für die Größe des Brutnestes im zeitigsten Frühjahr vor Flugbeginn. Sitzen die Bienen zu locker, entweicht die Atmungsfeuchte so schnell, daß die notwendige relative Feuchte, die bei etwa 40% liegen dürfte (BÜDEL 1948 c), ohne zusätzliche Wasserzufuhr nicht gehalten werden kann. Mit Einsetzen regelmäßigen Flugbetriebes besteht die Möglichkeit, zusätzlich Wasser einzutragen und damit auch bei lockerem Bienensitz die nötige Feuchte zu halten. Gleichzeitig wird mit dem Fortschreiten der Jahreszeit die Differenz gegenüber dem Wasserdampfgehalt der Außenluft geringer,

da deren absolute Feuchte ansteigt (BÜDEL 1948c). Das Brutnest kann entsprechend vergrößert werden. LINDAUER (1954) stellt eine deutliche Beziehung zwischen Brutnestgröße und Wasserbedarf fest.

Offenbar wird die Wasserzufuhr von den Bienen bei der Bestimmung der Brutnestgröße in den Flugmonaten so weitgehend „einkalkuliert“, daß bei einer längeren Flugbehinderung der nötige Wasserdampfgehalt nur noch unvollkommen gehalten werden kann. BÜDEL (1948c) gibt ein Absinken des Wasserdampfgehaltes der Beutenluft während der Nacht mit einem Minimum in den frühen Morgenstunden kurz vor Flugbeginn an (Abb. 28). Die gleichsinnig verlaufende Temperaturkurve deutet darauf hin, daß durch die Temperatursenkung einem Absinken der relativen Feuchte unter die kritische Grenze (etwa 40%) entgegengetreten werden soll.

Eventuell wirken während solcher relativ kurzen Flugpausen die Futtervorräte als Feuchtigkeitsspeicher. Katastrophal können die Verhältnisse jedoch werden, wenn in den Entwicklungsmonaten, in denen das Brutnest so weit wie möglich ausgedehnt wird, durch schlechtes Wetter eine längere Flugpause erzwungen wird. Einen solchen Fall beschreibt LINDAUER (1954): Vom 28.—30. 4. ist der Flug durch schlechtes Wetter behindert. Mit der ersten günstigen Gelegenheit wird die Tränke sehr lebhaft befliegen, wobei große Bienenverluste durch die Kälte eintreten.

2. Regulation bei behinderter Lüftung

Vor Beginn des Kältereizes herrscht die auf S. 144 beschriebene Situation: Ein Großteil des Volkes hängt als Bart vor dem Flugloch, zur Lüfterneuerung wird stark gefächelt. Auch während der schwachen Reize ($20\text{--}26^{\circ}\text{C}$) wird das Fächeln fortgesetzt: bei den stärkeren Reizen wird es nach kurzer Zeit eingestellt. Daraus ist zu ersehen, daß nicht etwa ein zu hoher CO_2 -Partialdruck der auslösende Faktor ist (s. S. 144), denn dieser würde durch die gesteigerte Atmung bei starken Kühlreizen eher noch ansteigen und somit eine Verstärkung des Fächelns bewirken.

Temperaturverlauf während des Reizes. Im Gegensatz zu den Ergebnissen bei ausreichender Lüftung (S. 148, Abb. 25) wird die Brutnesttemperatur durch den Reiz stark beeinflusst (Abb. 29). Bei den schwachen Reizen von 26 auf 20°C Reiztemperatur fortschreitend, ist ein immer stärkeres Absinken der Brutnestzentrumstemperatur zu beobachten. Mit Verstärkung des Reizes (16°C - und 18°C -Reiz) steigt die Gleichgewichtstemperatur des Brutnestes wieder an, um bei den starken Reizen ($10\text{--}14^{\circ}\text{C}$) kein Absinken mehr zu zeigen. Das Minimum der Brutnesttemperaturen wird also bei 20°C - und 24°C -Reizen mit $33,0^{\circ}\text{C}$ bzw. $33,1^{\circ}\text{C}$ erreicht.

Die Brutnestrandtemperatur zeigt fast das gleiche Bild. Auch hier liegt das Minimum zwischen dem 20° C- und 22° C-Reiz. Bei stärkeren Reizen steigt die Temperatur wieder an. Von den 16° C-Reizen an stellt sich ein Gleichgewicht von 32° C ein (Abb. 29).

Die gleiche Versuchsreihe mit einem schwächeren Volk zeigt dagegen ein Absinken der Brutnestrandtemperaturen bei Reizen unter 16° C. Bei 10° C-Reizen fällt die Temperatur auf 25° C (Abb. 29). Dieses weist schon auf eine unvollkommene Regulation hin: die Bienen haben das Geschehen nicht mehr voll in der Hand. Allerdings ist 25° C eine

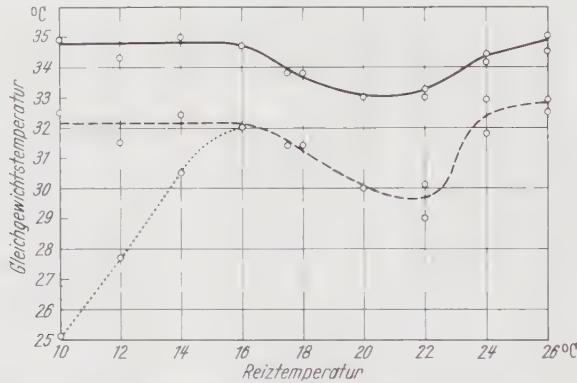


Abb. 29. Abhängigkeit der Gleichgewichtstemperatur während des Reizes von der Reizstärke bei Kühlversuchen mit behinderter Lüftung (— Brutnestzentrum, — — — Brutnestrand, Brutnestrand, bei einem schwachen Volk)

Temperatur, die von der Brut für längere Zeit ertragen wird, so daß es sich nicht um eine endgültige Aufgabe handelt [nach HIMMER (1927 b) können Brutwaben ohne Pflege bis zu 6 Tagen bei Zimmertemperatur aufgehoben werden, eine Abkühlung auf 8° C wird 6 Std ertragen]. Die Brutflächen sind noch von Bienen besetzt, doch kann die Wärmeableitung von der -produktion nur noch ungenügend ausgeglichen werden.

Sieht man von dieser durch die Volksstärke bedingten Besonderheit ab, so ergibt sich gegenüber den auf S. 148 beschriebenen Verhältnissen bei unbehinderter Lüftung nur die auffallende Temperatursenkung bei den schwachen Reizen von 18—26° C, die sich aus dem Verhalten der Feuchte während des Reizes deuten läßt.

Verhalten der Luftfeuchtigkeit. Das Absinken der Temperatur bei den schwachen Reizen beruht auf der zu hohen Feuchte vor dem Temperaturreiz (S. 144, Abb. 21), durch die das Fächeln veranlaßt wird. Mit Versuchsbeginn stehen sich der Feuchte- und der Temperaturreiz gegenüber, die entgegengesetzte Maßnahmen verlangen: Zur Senkung der Feuchte wird kalte Frischluft in den Kasten gefächelt; die Bienen sitzen

möglichst locker, um den Luftstrom nicht zu behindern; der größte Teil des Volkes verläßt den Kasten. Zur Verteidigung gegen die Kälte dagegen muß sich das Volk auf das Brutnest konzentrieren.

Bei den Versuchen mit schwacher Reiztemperatur (20—26° C) überwiegt anscheinend der durch die Feuchte ausgelöste Fächeltrieb, wohingegen bei Reiztemperaturen unter 20° C der Kältereiz stärker ist.

Parallel mit der Verstärkung des Kältereizes läuft aber nicht nur sinnesphysiologisch, sondern auch physikalisch eine Abschwächung des Feuchtereizes. Vor Reizbeginn herrscht in den Kastenaußenbezirken bei einer Temperatur von 28° C eine relative Feuchte von 100 % (= 27,2 mg/l) (s. S. 144). Ohne Eingreifen der Bienen errechnet sich unter Berücksichtigung der höheren Temperatur für das Brutnest (35° C) eine relative Feuchte von 65 %, die durch das Fächeln der Bienen aber auf 50 % (S. 144) gesenkt wird. Mit Reizbeginn wird die Luft der Kastenaußenbezirke abgekühlt und muß durch Kondensation Wasser abgeben. Durch Diffusionsausgleich sinkt auch der Wasserdampfgehalt der Luft des Bienensitzes. In der folgenden Tabelle 2 ist für verschiedene Temperaturen der Kastenaußenbezirke (= Reiztemperatur) die ohne Eingreifen der Bienen zu erwartende relative Feuchte des Brutnestes berechnet für den Fall, daß in den Kastenaußenbezirken 100 % relative Feuchte herrscht, wie dies bei behinderter Lüftung gegeben ist (s. S. 144).

Tabelle 2

Temperatur der Kasten- außenbezirke in ° C	Maximale Menge des H ₂ O-Dampfes (100 % relative Feuchte) in mg/l	Errechnete relative Feuchte in %	
		der Brutnestmitte	des Brutnestrandes
28	27,2	65	70
26	24,4	60	68
24	21,8	55	62
22	19,4	52,5	65
20	17,3	46	55
18	15,4	39	47

(Die leichte Steigerung der relativen Feuchte des Brutnestrandes beim Übergang von 24 zu 22° C Reiztemperatur beruht auf dem Absinken der Gleichgewichtstemperatur beim 22° C-Reiz, das durch die Senkung der absoluten Feuchte von 21,8 auf 19,4 mg/l nicht ganz kompensiert wird.)

Nach Tabelle 2 wird allein schon durch den Kühlreiz die relative Feuchte des Brutnestes normalisiert. Schon mit dem 18° C-Reiz wird die untere Feuchtigkeitstoleranzgrenze im Brutnest erreicht, so daß jetzt nur noch der Kältereiz wirksam ist. Das Fächeln wird daher eingestellt, und ebenso wie bei stärkeren Reizen (10—16° C) ist kein Unterschied mehr gegenüber den Ergebnissen bei ausreichender Lüftung zu erwarten.

Dies wird bestätigt durch einen Versuch (Abb. 30), bei dem während eines 10° C-Reizes (von 14⁴⁵—16⁰⁰) die Luftschächte geschlossen werden

(15³⁰—16⁴⁵). Erwartungsgemäß steigt die relative Feuchte des Brutnestzentrums mit Reizbeginn an und hat nach 30 min 60% erreicht. Auch die relative Feuchte des Brutnestrandes steigt etwas. Das Schließen der Lüftungsschächte um 15³⁰ hat auf den Verlauf der relativen Feuchte weder des Brutnestzentrums noch des -randes einen Einfluß. Erst mit Abbruch des Reizes (16⁰⁰) steigt die relative Feuchte, besonders des Brutnestrandes, an, da jetzt die trocknende Wirkung der Kastenaußenbezirke mit ihrer Wiedererwärmung allmählich schwindet. Nach Öffnen der Luftschächte (16⁴⁵) sinkt die relative Feuchte des Bienensitzes in wenigen Minuten wieder auf die normale Höhe ab.

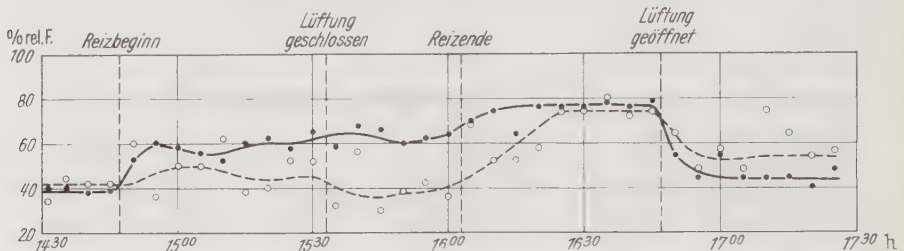


Abb. 30. 10° C-Kühlversuch (von 14⁴⁵—16⁰⁰) mit zeitweilig behinderter Lüftung (von 15³⁰ bis 16⁴⁵), V₈, 8. 6. 56; trübe, kühl, Lufttemperatur 15° C, relative Feuchte 75%; Flug schwach; ●—● Brutnestzentrum, ○—○ Brutnestrand)

Aus diesen Befunden könnte man den Schluß ziehen, daß die Bienen im Zwiespalt der Feuchtereulation vor der Wärmeregulation den Vorzug gäben. Diese Ansicht ist aber sicher nur bis zu einem bestimmten Grade richtig. Sinkt die Brutnesttemperatur unter eine gewisse Grenze, so dürfte unabhängig von der herrschenden Feuchte die Temperaturregulation den Vorrang haben. Dafür spricht, daß bei 22° C-Reizen sich die Brutnesttemperatur auf 33° C einstellt, eine Grenze, die auch bei Reizverstärkung auf 20° C nicht unterschritten wird, obwohl der Feuchtereiz noch anhält, wie aus dem Fächeln zu ersehen ist. Doch scheint diese untere Grenze des Indifferenzbereiches viel fließender als die obere zu sein. Dies deckt sich mit der allgemeinen Erfahrung, daß die Temperaturgrenzen zur kälteren Seite hin weniger genau fixiert sind. Auf Grund der Untersuchungen HIMMERS (1932), der als niedrigste im Brutbereich gemessene Temperatur 33,2° C angibt, und auf Grund eigener Beobachtungen kann als untere Grenze des Indifferenzbereiches etwa 33° C angegeben werden.

G. Die Temperaturregulation des Bienenvolkes als Gemeinschaftsleistung

Nach unserem heutigen Wissen ist der Bienenstaat ein Kollektiv von Einzelwesen, die zwar eine Verständigungsmöglichkeit untereinander haben, denen aber im Gegensatz zum „Zellstaat“ höherer

Organismen ein integrierendes Zentrum fehlt. Jede Handlung, also auch jede Regeltätigkeit, muß daher primär als individuelle Reaktion der Mitglieder aufgefaßt werden.

Auf Grund der hier mitgeteilten Beobachtungen kann geschlossen werden, daß der Bereich der Temperaturregulation auf das Brutnest beschränkt ist (S. 133). Ohne Vorhandensein von Brut führen Veränderungen der Temperatur zu keiner vergleichbaren regulatorischen Tätigkeit. Die umgebenden Kastenbezirke zeigen naturgemäß eine gegenüber dem Außenwert erhöhte Temperatur, was im wesentlichen auf der Wärmeabgabe der Brutbezirke beruht.

Die Fühler des Regelsystems sind die Thermoreceptoren der Einzelbienen, die sich im Brutnestbereich befinden. Die Fühler sind demnach über den ganzen Regelbereich verteilt.

Im Brutnest treten Temperaturunterschiede von 1—2° C auf, die wohl durch die Vielfalt der bedingenden Faktoren hervorgerufen werden. Die Unterschiedsschwelle für Temperaturen liegt nach mannigfachen Beobachtungen an sozialen Insekten bei etwa $\frac{1}{4}^{\circ}$ C (HERTER 1953), was auch für die Biene zutreffen dürfte (HERAN 1952).

Diese Tatsachen stehen dann im Widerspruch zueinander, wenn man annimmt, daß jede Abweichung von einem hypothetischen Nullwert, die die Grenze der Unterschiedsempfindlichkeit überschreitet, zu regulatorischer Tätigkeit führt. Bei einheitlichem Nullwert für alle Bienen würde dann, im Gegensatz zur Beobachtung, in kurzer Zeit eine Temperatur im ganzen Brutnest eingeregelt, die nur $\pm \frac{1}{4}^{\circ}$ C Abweichung zeigt. Bei voneinander abweichenden, aber festen Nullwerten für die einzelnen Bienen ergäbe sich im ganzen ein ständiges Gegeneinanderregeln an den meisten Orten, was zu keiner geordneten Gesamtregulation führen dürfte. Bei innerhalb gewisser Grenzen adaptionsfähigen Nullwerten würde sich nach einiger Zeit ein einheitlicher Nullwert wie oben ergeben, mit viel genauerer Regulation als beobachtet wurde.

Eine andere Möglichkeit ist, daß für die Biene nicht ein bestimmter Nullwert, sondern ein „Nullbereich“, ein Indifferenzbereich, gilt, dessen Grenzen nur innerhalb der Unterschiedsempfindlichkeit der Thermoreceptoren fließend sind.

Diese Grenzen müssen in enger Beziehung zu dem Bereich der ungestörten Brutentwicklung stehen. Andererseits müssen sie so weit sein, daß sie die normalerweise innerhalb des Brutnestes gleichzeitig auftretenden Temperaturdifferenzen einschließen.

Auf Grund der bei den Versuchen gemachten Beobachtungen kann als untere Grenze 33° C (s. S. 154), als obere 36° C (s. S. 135) angegeben werden. Der Bereich von 33—36° C erfüllt die Forderung, die innerhalb des Brutnestes auftretenden Temperaturunterschiede zu fassen: HIMMER (1932) gibt als Temperaturextrema im Brutbereich 33,2 und 36° C an,

wobei zu berücksichtigen ist, daß diese Extrema nicht gleichzeitig gemessen wurden. Auch mit dem Bereich der ungestörten Brutentwicklung (nach HIMMER 1932, 32—36° C) decken sich also die Grenzen.

Die Annahme, daß die Erregung durch Erreichen gewisser Temperaturgrenzen ausgelöst wird, ist auch durch neuere Untersuchungen über die Arbeitsweise der Thermoreceptoren (HENSEL 1953/55) gestützt. Danach reagieren die Thermoreceptoren auf die absolute Temperatur, und zwar so, daß die Anzahl der Impulse eines Thermoreceptors je Sekunde direkt von der Temperatur abhängig ist. Es ist daher durchaus zu vertreten, daß das Überschreiten einer gewissen Impulsfrequenz der Thermoreceptoren auf das Zentralnervensystem als auslösender Faktor für die Wärmeregulation wirkt.

Die dargelegte Vorstellung von der Wärmeregulationstätigkeit des Bienenvolkes erklärt zwanglos das Phänomen des gemeinsamen zielgerichteten Handelns eines Kollektives von Einzelwesen, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß die einzelne Biene nicht isoliert für sich arbeitet. Besonders augenfällig ist das an der Tätigkeit der Fächler zu sehen. Mit Reizbeginn bildet sich in kurzer Zeit eine Fächlerkette, die bis auf das Flugbrett reicht, in Gebiete also, die von der Reizeinwirkung direkt nicht mehr betroffen werden. Der auslösende Faktor für die hier fächelnden Bienen ist vermutlich der vom Vordermann nach hinten gefächelte Luftstrom. Stört man diese gegenseitige Anordnung durch Wegfangen eines Fächlers, so werden die in der Strömungsrichtung folgenden Bienen unruhig und rücken entsprechend nach vorn.

Die Einrichtung eines Indifferenzbereiches der Regulation darf nicht als eine gegenüber technischen Systemen schlechte Leistung aufgefaßt werden. Sie erscheint im Hinblick auf die den Bienen zur Verfügung stehenden Mittel durchaus zweckmäßig. Zwischen der Wärmeabgabe des Brutnestes und der Wärmeproduktion durch die Bienen besteht ein Gleichgewicht. Die dauernd erfolgenden kurzzeitigen Schwankungen in der Intensität beider Gleichgewichtspartner veranlassen aber keine Regulation, solange sie nicht so stark werden, daß der Indifferenzbereich überschritten wird. Während sich in einem Indifferenzbereich kleine Schwankungen von selbst kompensieren, würden sie beim Einhalten eines eng umschriebenen Nullwertes dauernde Korrekturen erfordern und den Energieverbrauch der Regulation wesentlich erhöhen. Auch bei technischen Regelsystemen ist eine niedrige Erregungsschwelle des Fühlergliedes keineswegs unbedingt vorteilhaft. Sie ermöglicht zwar (bei guter Abstimmung des Systems) ein sehr genaues Einhalten des Sollwertes, erkauft diesen Vorteil aber mit hohem Energieverbrauch durch häufiges Umschalten von $+$ - auf $-$ -Regulation. Es ist daher eine Frage der Notwendigkeit und Sparsamkeit, wie klein die Reizschwelle des Fühlergliedes des Reglers gewählt wird.

Ferner wird durch die Breite des Indifferenzbereiches in Abstimmung mit der Wärmeleitfähigkeit des Brutnestmaterials verhindert, daß gleichzeitig innerhalb des Brutnestes Temperaturabweichungen in verschiedener Richtung auftreten. Es kommt so im allgemeinen nicht zu einem „Gegeneinanderregeln“ verschiedener Brutnestteile, was, abgesehen von möglichen anderen Schwierigkeiten, einen hohen Energieverbrauch zur Folge hätte.

Beide Erscheinungen, das Auffangen kleiner Temperaturschwankungen und das Vermeiden gegenläufiger Regulationen, zeigen, daß die Einrichtung des Indifferenzbereiches eines der Mittel ist, die es dem Bienenvolk ermöglichen, eine für seine Bedürfnisse befriedigende Temperaturkonstanz mit relativ geringem Aufwand zu erreichen.

Zusammenfassung

Es werden zwei Anlagen beschrieben, die es ermöglichen, einen Temperatureiz auf das Bienenvolk auszuüben und den Temperaturverlauf selbsttätig zu registrieren.

Ein thermoelektrisches Psychrometer zur Messung der relativen Feuchte innerhalb der Beute wird beschrieben.

Es wird gezeigt, daß die Temperaturregulation des Bienenvolkes im Sinne der Regeltheorie erfolgt. Das für ein Regelsystem typische Überpendeln bei Regelstörung und Sollwertverstellung sowie Balanceschwankungen werden nachgewiesen.

Unter normalen Verhältnissen ist der Wasserdampfgehalt der Beutenluft in der ganzen Beute gleich, und zwar so hoch, daß bei der im Brutnest vorliegenden Temperatur hier etwa 40% relativer Feuchte herrschen. Das Brutnest ist der trockenste Teil der Beute. Die Luftströmung erfolgt im Versuchskasten von unten nach oben.

Bei einem Wärmereiz wird durch Herausfächeln der Luft aus dem Flugloch die Luftströmung umgekehrt. Durch Wasserverdunstung im Brutbereich, vorzugsweise am Brutnestrand, wird die Temperatur auf 36—37° C gehalten. Im Gegensatz zu den Verhältnissen vor dem Reiz sind jetzt die Kastenaußenbezirke trockener als der Brutbereich.

Die Regulation wird durch unzureichende Wasserzufuhr oder schlechte Ventilationsmöglichkeit behindert. Im Falle einer unvollkommenen Regulation wird für das ganze Brutnest eine höhere Gleichgewichtstemperatur eingestellt.

Die Bedeutung der Luftzirkulation für das Klima der Beute wird dargelegt.

Kältereize bis zu 10° C können von einem normal starken Volk ohne Beeinträchtigung des Wärmehaushaltes ertragen werden. Bei einem schwachen Volk sinkt bei starken Kühlreizen die Brutnestrandtemperatur im beobachteten Falle bis auf 25° C ab. Durch die verstärkte

Atmung steigt die relative Feuchte im Brutbereich bis auf 50—70%, obwohl bei stärkeren Reizen durch die Kondensation des Wasserdampfes in den Kastenaußenbezirken dem Brutnest Feuchtigkeit entzogen wird.

Auf die Beziehungen zwischen Brutnestgröße und Wasserhaushalt wird hingewiesen.

Bei gleichzeitigem Kühl- und Feuchtereiz hat bei schwachen Kühlreizen die Feuchtereulation den Vorzug, solange die Temperatur im Brutbereich nicht unter 33° C absinkt. Bei stärkeren Kühlreizen wird der Feuchtereiz durch physikalische Umstände aufgehoben.

Es wird ein Temperaturindifferenzbereich zwischen 33 und 36° C festgestellt. Seine Bedingtheiten und seine Bedeutung für die Temperaturregulation des Bienenvolkes werden dargelegt.

Literatur

- ALTMANN, G.: Regulation des Wasserhaushaltes der Honigbiene. *Insectes sociaux* **3**, 33—40 (1956). — ARMBRUSTER, L.: Über den Wärmehaushalt im Bienenstock. *Arch. Bienenkunde* **4**, 268—270 (1922). — Der Wärmehaushalt im Bienenvolk mit besonderer Berücksichtigung der Befunde von FRIEDRICH LAMMERT-Sondershausen. Ein Beitrag zur Physiologie einer Tiergemeinschaft. Berlin: Pfennigstorff 1923. 120 S. — Eine Bestätigung meiner Wärmetheorie. *Arch. Bienenkunde* **6**, 29—47 (1924). — Neue Versuche zum Wärmehaushalt der Bienen im Winter. *Dtsch. Illustr. Bienenztg* **42**, 71—73 (1925). — Versuche und Zahlen zum Bienenbrutgeschäft. *Arch. Bienenkunde* **6**, 236—249 (1926). — BACHMETJEW, P.: Experimentelle entomologische Studien. I. Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig: Engel 1901. 160 S. — BĚLEHRÁDEK, J.: Temperature and living matter. Berlin: Gebrüder Bornträger 1935. 277 S. — BINDSEIL: Wärmehaushalt und Lüfterneuerung im Wintersitz der Bienen. *Dtsch. Imkerführer* **9**, 387—389 (1935). BODENHEIMER, F. S., u. H. Z. KLEIN: Temperaturabhängigkeit von Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **11**, 345—385 (1930a). — BODENHEIMER, F. S., u. K. SAMBURSKI: Über den Wärmeausgleich bei Insekten. *Zool. Anz.* **86**, 208—211 (1930b). — BODENHEIMER, F. S., u. D. SCHENKIN: Über die Temperaturabhängigkeit von Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **8**, 1—15 (1928). — BÖHM, H.: Vom lebendigen Rhythmus. *Studium gen.* **4**, 28—41 (1951). — BRUMAN, F.: Die Luftzirkulation im Bienenstock. *Z. vergl. Physiol.* **8**, 366—370 (1928). — BRUMAN, F., u. M. LIECHTI: Vergleichende Untersuchungen über die Temperatur der Bienen- und Drohnenbrut. *Z. vergl. Physiol.* **9**, 515—519 (1929). — BÜDEL, A.: Die Bienen regulieren das Kleinklima der Beute. *Imkerfreund* **3**, 25—27 (1948a). — Die Temperatur in der Beute. *Imkerfreund* **3**, 89—91 (1948b). — Der Wasserdampfhaushalt im Bienenstock. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 249—273 (1948c). — Der Frühjahrsbruteinschlag und der Wasserdampfhaushalt im Stock. *Arch. Bienenkunde* **26**, 11—14 (1949a). — Die Sommerhitze und die Temperatur in der Beute. *Leipz. Bienenztg* **63**, 91—92 (1949b). — Das Bienenvolk im Winter. *Leipz. Bienenztg* **63**, 192—193 (1949c). — Der Jahresablauf im Leben eines Bienenvolkes. *Leipz. Bienenztg* **64**, 23—27 (1950). — Schwankungen der Lufttemperatur in der Wabengasse eines brütenden Bienenvolkes. *Z. Bienenforsch.* **3**, 88—92 (1955). — BÜDEL, A., u. J. GRZIWA: Die Lebensgeschichte einer Brutwabe. *Imkerfreund* **7**, 310—313 (1952). — BUTTEL-REEPEN, H. v.: Leben und Wesen der Biene. Braunschweig: F. Vieweg & Sohn 1915. 300 S. — CRONE, F.: Zur Frage der Traube-Heringschen Blutdruckwellen.

Inaug.-Diss. Marburg 1932. — DREHER, K.: Bau und Entwicklung des Atemsystems der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **31**, 608—672 (1936). — DRISCHSEL, H.: Bausteine einer dynamischen Theorie der vegetativen Regulation. Wiss. Z. Univ. Greifswald **2**, 99—162 (1952/53). — DUNHAM, W. E.: Hive Temperatures of each hour of the day. Ohio J. Sci. **31**, 181—188 (1931 a). — A colony of bees exposed to high external temperatures. J. Econ. Entomol. **24**, 606—611 (1931 b). — The effect of low external temperatures on the broodnest temperatures of a normal colony of bees during summer. J. Econ. Entomol. **24**, 638—643 (1931 c). — EIDMANN, H.: Die Überwinterung der Ameisen. Z. Morphol. u. Ökol. Tiere **39**, 217—275 (1942). — FIEBRIG, K.: Schlafende Insekten. Jena. Z. Naturwiss. **48**, 315—364 (1912). — FRISCH, K. v.: Aus dem Leben der Bienen. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953. 159 S. — GATES, B. N.: The temperature of bee colony. 1914. — GEBHARDT, H.: Die Lage der wichtigsten Thermorezeptoren bei einigen Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **63**, 558—592 (1953). — GÖSSWALD, K.: Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen. Z. wiss. Zool. **154**, 247—344 (1941). — GÖTZE, G.: Bienentemperaturen. Arch. Bienenkunde **7**, 148—163 (1926). — HAHN, H.: Ein neues sinnesphysiologisches Gesetz. Klin. Wschr. **1929**, 1016—1017. — HAHN, H., u. K. BOSHAMER: Die Reize und die Reizbedingungen des Temperatursinnes. I. Der für den Temperatursinn adäquate Reiz. Pflügers Arch. **215**, 133—169. — II. Die Reizbedingungen des Temperatursinnes. Pflügers Arch. **217**, 36—71 (1926). — HASE, A.: Über die Wärmeentwicklung in Kolonien von Wachsmottenraupen. Naturwiss. **14**, 995—997 (1926). — Beobachtungen an Kolonien von Wachsmotten. Z. angew. Entomol. **28**, 477—487 (1941). — HAZELHOFF, E. H.: Ventilation in a bee hive during summer. Physiol. comp. et oecol. (Den Haag) **3**, 343—364 (1954). — HENSEL, H.: Das Verhalten der Thermorezeptoren bei Temperatursprüngen. Pflügers Arch. **256**, 470—487 (1953). — HERAN, H.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. Z. vergl. Physiol. **34**, 179—206. — HERTER, K.: Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. Z. vergl. Physiol. **1**, 211—288 (1924). — Temperaturoptimum und relative Luftfeuchtigkeit bei *Formica rufa* L. Z. vergl. Physiol. **2**, 226—232 (1925). Der Temperatursinn der Insekten. Berlin: Duncker u. Humblot 1953. 378 S. — HESS, W. R.: Die Temperaturregulation im Bienenvolk. Z. vergl. Physiol. **4**, 465—487 (1926). — HIMMER, A.: Zur Frage des Wärmehaushaltes im Bienenvolk. Bayr. Biene **46**, 166—169 (1924). — Körpertemperaturmessungen an Bienen und anderen Insekten. Erlanger Jb. Bienenkunde **3**, 44—115 (1925). — Die Wärme im überwinternden Bienenvolk. Bayr. Biene **48**, 273—278 (1926 a). — Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. I. Die Wärme im nichtbrütenden Wintervolk. Erlanger Jb. Bienenkunde **4**, 1—49 (1926 b). — Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. II. Die Wärme der Bienenbrut. Erlanger Jb. Bienenkunde **5**, 1—32 (1927 a). — Widerstandsfähigkeit der Bienenlarven gegen Abkühlung. Bayr. Biene **49**, 138—140 (1927 b). — Über Wärmeregulation im Bienenvolk. Märkische Bienenztg **17**, 9—12 (1927 c). — Ein Beitrag zur Kenntnis des Wärmehaushaltes im Nestbau sozialer Hautflügler. Z. vergl. Physiol. **5**, 375—389 (1927 d). — Von der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Leipz. Bienenztg **45**, 39—43 (1930 a). — Von der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Leipz. Bienenztg **45**, 64—67 (1930 b). — Über die Wärme im Hornissennest. Z. vergl. Physiol. **13**, 748—761 (1931). — Die Temperaturverhältnisse bei den sozialen Hymenopteren. Biol. Rev. **7**, 224—253 (1932). — Die Nestwärme bei *Bombus agrorum* F. Biol. Zbl. **53**, 270—276 (1933). — Der Wärmehaushalt der Bienen im Winter. Bayr. Biene **63**, 19—23 (1941). — ISENSCHMID, R.: Physiologie der Wärmeregulation. In Handbuch der normalen und pathologischen

Physiologie, S. 3—85. Berlin: Springer 1926. — JESSUP, J. G.: Ventilation in a bee colony. Ind. Report of State Apiarist for 1924. Iowa 1924, 35—37. — LAMMERT, F.: Die Eigenwärme eines Bienenschwarmes. Leipz. Bienenztg 9, 165—166 (1894). — LAVIE, P.: L'enregistrement thermique continu dans les populations d'Apis mellifica au cours de l'hivernage. Insectes sociaux 1, 39—48 (1954). — L'enregistrement thermique continu dans les populations d'Apis mellifica avec couvain. Insectes sociaux 2, 127—134 (1955). — LAVIE, P., u. M. ROTH: Sur le thermopreferendum et la production de chaleur chez les abeilles. Physiol. comp. et oecol. (Den Haag) 3, 57—62 (1953). — LINDAUER, M.: Die Temperaturregulation der Bienen bei Stocküberhitzung. Naturwiss. 38, 308—309 (1951). — Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. 34, 299—345 (1952). — Temperaturregulation und Wasserhaushalt im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. 36, 391—432 (1954). — Regelungsvorgänge im Insektenstaat. In Regelungsvorgänge in der Biologie, S. 135—147. München: Oldenbourg 1956. — MAIDEL, F.: Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten. Wien: Wagner 1934. 823 S. — MATHIS, M.: Mise en évidence dans une colonie d'abeilles d'un centre thermique autorégulateur. Résistance de ce centre aux chocs thermiques. Ann. des Sci. natur. Zool. 14, 433—437 (1952). — MATHIS, M., u. M. COURTIN: La thermogénèse chez les Abeilles, Insectes sociaux thermoeiques. C. r. Acad. Sci. Paris 212, 517—519 (1941). — MITTELSTAEDT, H. (Herausgeber): Regelungsvorgänge in der Biologie. München: Oldenbourg 1956. 177 S. — OERTEL, E.: Relative humidity and temperature within the beehive. J. Econ. Entomol. 42, 528—532 (1949). — OLDENBOURG, R. C., u. H. SATORIS: Dynamik selbsttätiger Regelungen. München: Oldenbourg 1951. 258 S. — OPPELT, W.: Grundgesetze der Regelung. Hannover: Wolfenbüttel 1947. — PALME, F.: (Referat). Biol. Zbl. 75, 254—255 (1956). — PHILLIPPS, E. F., u. G. S. DEMUTH: The temperature of the honey bee cluster in winter. Bull. of U.S. Dep. Agricult. 93 (1914). — PIRSCH, C. B.: Studies on the temperature of individual insects. J. Agricult. Res. 24, 275—288 (1923). — PRECHT, H., J. CHRISTOPHERSEN u. H. HENSEL: Temperatur und Leben. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955. 514 S. — RÖSCH, G. A.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I. Z. vergl. Physiol. 2, 571—631 (1925). — II. Z. vergl. Physiol. 12, 1—71 (1930). — STOLT, H.: Vergleichend-physiologische Studien über die Gültigkeit des Hahnschen „Gesetzes der konstanten Summe“ für den Temperatursinn wirbelloser Tiere. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 58, 273—283 (1937). — STEINER, A.: Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise (*Formica rufa* var. *rufo-pratensis*). Z. vergl. Physiol. 2, 23—56 (1924). — Temperaturmessungen in den Nestern der Waldameise (*Formica rufa* var. *rufo-pratensis* For.) und der Wegameise (*Lasius niger* L.) während des Winters. Mitt. naturforsch. Ges. Bern 1926, 1—12. — Temperaturuntersuchungen in Ameisennestern mit Erdkuppeln, im Nest von *Formica exsecta* Nyl. und in Nestern unter Steinen. Z. vergl. Physiol. 9, 1—66 (1929). — Die Temperaturregulation im Nest der Feldwespe (*Polistes gallica* var. *biglumis* L.). Z. vergl. Physiol. 11, 461—502 (1930a). — Neuere Ergebnisse über den sozialen Wärmehaushalt der einheimischen Hautflügler. Naturwiss. 18, 595—600 (1930b). — Die Arbeitsteilung der Feldwespe *Polistes dubia* K. Z. vergl. Physiol. 17, 101—152 (1932). — Neuere Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten. Erg. Biol. 10, 156—176 (1934). — Der Wärmehaushalt der einheimischen sozialen Hautflügler (Wespen, Hummeln, Bienen und Ameisen). Beih. z. Schweiz. Bienenztg 2, 136—256 (1947). — TAUCHERT, F.: Zur Frage der Abhängigkeit der Atmung von der Temperatur. Z. wiss. Zool. 147, 455—458 (1936). — TIGERSTEDT, R.: Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt. In Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. III, 2. Hälfte, S. 1—94. Jena: Gustav Fischer

1910. — WAGNER, R.: Die Regulierung des Blutdruckes als Beispiel einer Regler-Einrichtung im Organismus. *Naturwiss.* **37**, 128—136 (1949). — Probleme und Beispiele biologischer Regelung. Stuttgart: Georg Thieme 1954. 219 S. — WEYRAUCH, W.: Beiträge zur Biologie von *Polistes*. *Biol. Zbl.* **48**, 407—427 (1928). — Das Verhalten sozialer Wespen bei Nestüberhitzung. *Z. vergl. Physiol.* **23**, 51—63 (1936). — WIGGLESWORTH, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1955. 823 S. — WOHLGEMUTH, O. E.: Die Atemmale (Stigmen) der Honigbiene. *Erlanger Jb. Bienenkde* **1929**, 1—46. — ZANDER, E.: Die Temperaturverhältnisse im Bienenstock während des Winters. *Z. angew. Entomol.* **4**, 25—30 (1918). — Das Leben der Biene. Stuttgart: Ulmer 1944. 152 S.

Dr. R. WOHLGEMUTH, Erlangen, Zeppelinstr. 37

Lebenslauf

Am 7. 7. 1931 wurde ich, Karl Richard Wohlgemuth, als Sohn des wissenschaftlichen Assistenten Dr. Otto Erich Wohlgemuth und seiner Ehefrau Margarethe geb. Schneider in Erlangen geboren. Im Frühjahr 1938 trat ich in eine Erlanger Volksschule ein, die ich schon nach einem Vierteljahr wieder verließ, da mein Vater als Leiter des Niedersächsischen Landesinstitutes für Bienenforschung nach Celle/Hannover versetzt wurde. Hier besuchte ich bis Herbst 1942 die Altstädter Volksschule und trat dann in die Hermann-Billing-Schule über, an der ich im Frühjahr 1951 die Reifeprüfung ablegte.

Im Sommersemester 1951 begann ich mit dem Studium der Naturwissenschaften (Zoologie, Botanik, Chemie) an der Universität Erlangen. Meine akademischen Lehrer sind insbesondere die Herren Professoren Stammer, Neuhaus, Schwemmlé, Hesse und Meuwisen. Seit Anfang 1954 arbeitete ich unter Anleitung meines verehrten Lehrers Herrn Professor Neuhaus an Untersuchungen über die Temperaturregulation des Bienenvolkes.

